Institut royal des Sciences naturelles de Belgique

BULLETIN

Tome XXXVII, n° 3
Bruxelles, avril 1961.

Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen

MEDEDELINGEN

Deel XXXVII, nr 3
Brussel, april 1961.

SUR LA STRUCTURE SUBMICROSCOPIQUE DE LA CONCHIOLINE ASSOCIEE AUX PRISMES DES COQUILLES DE MOLLUSQUES,

par Charles GRÉGOIRE (Liège).

(Avec 10 planches hors texte.)

SOMMAIRE.

INTRODUCTION.

Les relations entre la nature chimique et la structure de la substance organique (conchioline) associée, dans les coquilles de mollusques, au carbonate de calcium, et les deux formes cristallines sous lesquelles se présente ce dernier, calcite ou aragonite, dans ces mêmes coquilles, sont encore mal connues.

ROCHE, RANSON et EYSSERIC-LAFON (1951), RANSON (1952) ont émis l'hypothèse, déjà suggérée en partie par des auteurs anciens (voir BIEDERMANN, 1902, 1911; SCHMIDT, 1924-1925), que la nature et la structure submicroscopique du support protéique du carbonate de calcium pourraient jouer un rôle dans le déterminisme de sa cristallisation, auquel cas il devrait exister deux types de conchioline.

Les données de la littérature concernant, aussi bien la composition chimique que la structure submicroscopique de la conchioline, sont encore fragmentaires.

D'après les observations de WETZEL (1900), chez *Mytilus* et chez *Pinna*, les caractères physiques et la composition chimique de la conchioline de prisme et de la conchioline de nacre sont différents. Chez *Pinna*, la conchioline de prisme est plus riche en carbone.

Au cours d'une étude comparée de la composition en acides aminés des scléroprotéines constituant la matrice protéique de la calcite (dans les prismes) et de l'aragonite (dans la nacre) chez *Meleagrina margaritifera, Pinna nobilis* et *Pinna nigra*, ROCHE, RANSON et EYSSERIC-LAFON (1951) ont montré que les couches de prismes sont plus riches en glycocolle et en tyrosine que la couche de nacre.

Chez *Pinctada martensii* (TANAKA, HATANO et ITASAKA, 1960), la conchioline de prisme contient beaucoup plus de phénylalanine, plus de proline et moins d'alanine que la conchioline de nacre.

D'autre part, dans les coquilles uniquement calcitiques (*Gryphaea angulata, Ostrea edulis* et *Pecten maximus*) et aragonitiques *(Turbo marmoratus)*, ROCHE et ses collaborateurs n'ont pu mettre en évidence une relation générale entre l'une des formes cristallines du calcaire et un type chimique bien défini de conchioline.

A l'échelle submicroscopique, la conchioline de nacre, strictement associée à l'aragonite, est constituée de feuillets réticulés, ressemblant à des dentelles (GRÉGOIRE, DUCHÂTEAU et FLORKIN, 1955). Ces feuillets s'insèrent dans les espaces séparant les lamelles minérales successives de la nacre, et, dans chaque lamelle, entre les cristaux tabulaires d'aragonite (GRÉGOIRE, 1957).

Les recherches concernant la conchioline associée à la calcite dans le calcitostracum (GRÉGOIRE, DUCHÂTEAU et FLORKIN, 1955; GRÉGOIRE, 1958, et recherches inédites), TSUJII, SHARP et WILBUR, 1958, ont mis en évidence un matériel hétérogène, composé de membranes anhistes, granuleuses ou fibrillaires.

Comme on le sait, la conchioline de prisme comprend le matériel organique comprimé par la croissance des ébauches cristallines des prismes et constituant des fourreaux à ces derniers.

Les connaissances accumulées depuis plus d'un siècle à l'aide du microscope conventionnel, du microscope polarisant, des tests de corrosion et de la diffraction par les rayons X (LEYDOLT, 1856, ROSE, 1858, VON NATHUSIUS-KÖNIGSBORN, 1877; MOYNIER DE VILLEPOIX, 1892; BIEDERMANN, 1901, 1902, 1911; RÖMER, 1903; BÜTSCHLI, 1908; RUBBEL, 1911; RASSBACH, 1912, a, b; KARNY, 1913; SCHMIDT, 1921 a, b, 1923, 1924, 1925, 1931, 1932 a, c; PRENANT, 1926-1927; BØGGILD, 1930; STOLKOWSKI, 1951) concernent surtout la nature cristalline des constituants minéraux des prismes et n'ont apporté que des informations fragmentaires sur la structure de la conchioline de prisme. Ces recherches ont permis de distinguer deux espèces de prismes, des prismes calcitiques, chez de nombreux Gastéropodes et les Pélécypodes marins, et des prismes aragonitiques, chez les *Unionidae*, espèces d'eau douce, et les *Trigoniidae*, espèces marines phylogénétiquement apparentées aux *Unionidae*.

Les prismes calcitiques sont pourvus d'une striation transversale (striation de croissance), les prismes aragonitiques d'une striation longitudinale prédominante et d'une striation transversale moins apparente que dans les prismes calcitiques.

Les micrographies électroniques de répliques de la région des prismes de *Pinctada martensii*, au niveau de la surface interne périphérique de la coquille (WATABE et WADA, 1956; WADA, 1957), montrent les fourreaux sous l'aspect de travées ou d'ornières, entourant les polygones minéraux subdivisés en subchambres et en microchambres contenant chacune plusieurs cristaux orientés dans des directions variées. La surface des chambres polygonales est parsemée de microcristaux qui représentent un stade précoce de la croissance de la calcite.

TSUJII, SHARP et WILBUR (1958) ont étudié la structure submicroscopique des surfaces de croissance des prismes de *Crassostrea virginica*. Sur la matrice de conchioline, finement granuleuse, entourant les cristaux, on ne distingue pas de structure fibreuse. Des microcristaux sont dispersés à la surface, pourvue d'indentations parallèles, des polygones minéraux des prismes.

Du fait de son association avec les deux types de cristallisation du carbonate de calcium présents dans les coquilles de mollusques, calcite chez les espèces marines, aragonite chez les *Unionidae*, la conchioline de prisme constitue un matériel particulièrement intéressant, qui fait l'objet du présent travail. Les observations ont été effectuées sur les prismes de 21 espèces de Pélécypodes et d'un Gastéropode (*Turbo* sp.).

MATERIEL.

La nature cristalline du matériel prismatique utilisé dans les présentes recherches a été contrôlée à l'aide de la diffraction par les rayons X (LUTTS, GRANDJEAN et GRÉGOIRE, 1960).

Prismes calcitiques :

GASTROPODA, TURBINIDAE : *Turbo* sp. (1).

PELECYPODA.

MYTILIDAE : *Mytilus edulis* LINNÉ.

VULSELLIDAE : *Vulsella vulsella* LINNÉ; *Malleus daemoniacus* REEVE; *Malleus regula* FORSKÄL.

PTERIIDAE : *Pinctada (Pteria, Meleagrina) margaritifera* LINNÉ; *Pinctada galtsoffi* BARTSCH; *Pinctada mazatlanica* HANLEY; *Pteria pengin.*

PINNIDAE : *Pinna nigra* LINNÉ; *Pinna (Atrina) nigra* DURHENN (Iles Carolines); *Pinna nobilis* LINNÉ.

OSTREIDAE : *Ostrea edulis* LINNÉ.

Prismes aragonitiques :

MARGARITANIDAE : *Margaritana margaritifera* LINNÉ.

UNIONIDAE : *Unio rectus* LAMARCK; *Anodonta cygnaea* LINNÉ; *Proptera (Metaptera) laevissima* LEA; *Metaptera fragilis* RFG.

TRIGONIIDAE : *Trigonia lamarckii* REEVE.

MUTELIDAE : *Anodontites trapezialis* LAMARCK; *Iridina spekii* S. P. WOODWARD.

TECHNIQUES.

La décalcification des prismes, isolés spontanément, chez un spécimen d'*Atrina nigra*, ou dissociés par percussion, a été effectuée par immersion dans l'acide chlorhydrique à 3 p. cent, dans l'acide formique à diverses concentrations, et, dans la majorité des préparations, dans des solutions aqueuses saturées d'agents de chélation (sequestrene NA_2, Alrose Chemical Corporation, Providence, Rhode Island; titriplex III Merck, Darmstadt). Plusieurs échantillons ont été utilisés après un séjour prolongé (jusqu'à trois mois) dans les agents décalcifiants.

Les étapes de la décalcification ont été observées au microscope à contraste de phase (Wild M-10) sur des prismes isolés ou des groupes de prismes immergés entre lame et lamelle dans les agents décalcifiants.

Les préparations destinées à l'examen au microscope électronique comprennent :

1. Des prismes isolés d'*Atrina nigra*, déposés sur grilles métalliques nues, puis soumis ensuite à la décalcification.

(1) L'enregistrement de la nature calcitique des prismes chez ce spécimen n'est pas nécessairement en contradiction avec les observations de Roche, Ranson et Eysseric-Lafon (1951), selon lesquels la coquille de *Turbo marmoratus L.* est constituée exclusivement d'aragonite. En effet, comme le signale BØGGILD (1930), chez les Prosobranches, auxquels appartiennent les *Turbinidae*, la calcite « may occur quite unexpectedly in one or a few members of a genus which otherwise consists entirely of aragonite ».

2. Des prismes décalcifiés, lavés, broyés au mortier, et exposés à l'irradiation ultrasonique. Certains échantillons ont été immergés préalablement dans l'acide phosphotungstique à 1 p. cent (de 5 min à 24 h), ou dans le tetroxyde d'osmium à 2 p. cent (de 10 à 24 h).

3. De la poudre obtenue par limage de la zone des prismes, après élimination préalable du periostracum et des couches internes (nacre ou calcitostracum), contrôlée au microscope. Ce matériel a été utilisé pour l'enregistrement des spectres de diffraction par les rayons X, puis a été décalcifié et exposé aux ultrasons.

4. Des répliques métalliques positives (carbone, double stage method, BRADLEY, 1954, 1955, 1960) de surfaces internes marginales de coquilles et de la face interne du periostracum adjacent (zone de croissance des prismes), de surfaces internes de coquilles au niveau de la jonction des prismes et de la nacre ou du calcitostracum, de surfaces, polies sous des orientations variées, de la couche des prismes, et de surfaces de fracture. Ces répliques ont été préparées avant et après corrosion par les agents décalcifiants, ou après altération des fourreaux organiques par la trypsine (solution à 0,4 p. cent, à pH 8,0, mise au contact de la couche polie des prismes pendant 24 h à 37°) ou par la potasse caustique glycérinée à 10 p. cent, à chaud (RÖMER, 1903; RASSBACH, 1912; SCHMIDT, 1921, 1932).

5. Des répliques métalliques positives de prismes dilacérés à la pince ou dissociés par les ultrasons, puis sédimentés sur lames de verre.

La description détaillée de plusieurs techniques mentionnées ci-dessus a été publiée dans des travaux antérieurs (1955, 1957, 1959, 1960).

Plus de deux cents préparations différentes, comprenant chacune de 5 à 20 grilles, ont été examinées au microscope électronique (RCA, EMU-2 modifié). Mille micrographies environ ont été enregistrées.

OBSERVATIONS.

Etapes de la décalcification des prismes, observées au microscope à contraste de phase.

Les étapes de la décalcification ont été suivies, soit sur des groupes de prismes calcitiques et aragonitiques agglomérés, soit de préférence sur les prismes calcitiques spontanément isolables d'*Atrina nigra* DURHENN (2) ou détachés accidentellement de la couche des prismes des autres espèces.

(2) Dans ce spécimen, que nous devons à l'obligeance du Dr. P. S. GALTSOFF, on distingue, dans la région prismatique, des zones brun sombre, et des zones claires, de teinte rosée.

Des zones sombres, il n'a été possible d'obtenir par percussion, meulage ou limage, que des blocs intéressant plusieurs prismes agglomérés. Spontanément ou par simple pression, les zones roses se délitent en aiguilles prismatiques isolées.

SCHMIDT (1932 b c) a signalé dans la zone prismatique de *Pinna nigrina* des groupes de prismes plus clairs que les éléments voisins. L'auteur attribue cet aspect particulier à la pénétration d'air dans certaines zones localisées de la couche prismatique.

En suspension dans l'eau distillée, entre lame et lamelle, les prismes roses isolés d'*Atrina nigra* apparaissent comme des colonnettes opaques (fig. 1), où se distinguent une striation transversale fine et serrée et quelques cannelures longitudinales.

Si l'on remplace l'eau distillée par une solution d'acide chlorhydrique à 3 p. cent, il se produit une expulsion rapide de bulles aux extrémités ouvertes fracturées des prismes. En se dissolvant, les colonnettes minérales des prismes roses isolés se tranforment en cônes effilés (fig. 2). Le fourreau organique apparaît d'abord comme un liséré vitreux de part et d'autre du cylindre minéral. En fin de décalcification, il se présente comme un tube vitreux, de consistance molle ou semi-rigide, souvent plissé ou contracté, et dépourvu de striation transversale (fig. 2 et 3). Suivant le degré de décalcification, ces tubes sont parsemés de granulations sombres plus ou moins nombreuses (fig. 5).

Les prismes sombres agglomérés d'*Atrina nigra* et des autres espèces se dissolvent par leurs extrémités arrondies et sur leur pourtour (fig. 4). Ils apparaissent sous forme de cylindres de plus en plus courts (fig. 8 et 9). Leurs fourreaux, qui s'étayent mutuellement, restent rigides après disparition de la substance minérale (fig. 7). La striation transversale des parois est particulièrement nette et coïncide dans toute la rangée des prismes voisins (fig. 6 et 7). Cette striation peut subsister après un séjour prolongé (9 jours et davantage) des groupes de prismes dans l'acide chlorhydrique à 3 p. cent (fig. 6). L'intérieur des fourreaux, progressivement vidés de leur contenu minéral, ne montre aucune trace de structure pouvant correspondre à des membranes organiques tendues transversalement.

La décalcification par les agents de chélation (sequestrene, titriplex à saturation, pH 5,0 ou pH 9,0), dont l'action est plus lente et moins brutale que celle des acides, révèle, mieux que ces derniers, les détails de structure des colonnettes minérales constituées de disques empilés (fig. 12, 14, 15, 16), ainsi que les stries transversales de croissance (fig. 11).

Dans les prismes isolés (fig. 12 et fig. 14), des étranglements annulaires parallèles apparaissent en divers endroits, sur toute la longueur des colonnettes minérales. Ces étranglements, situés à distance irrégulière les uns des autres, entament plus ou moins profondément la substance minérale. Spontanément ou à la suite d'une légère pression exercée sur le couvre-objet, les prismes, devenus friables, se scindent au niveau des encoches les plus profondes en segments lenticulaires de longueur variable (fig. 16). La striation transversale, reconnaissable dans ces segments, montre que chacun d'eux est constitué d'éléments discoïdaux empilés.

Comme dans les prismes isolés décalcifiés par l'acide chlorhydrique (cf. fig. 2 et 3), les stries transversales ne sont qu'exceptionnellement visibles (fig. 16) dans les fourreaux des prismes isolés, décalcifiés par chélation (fig. 12 et 14). Elles peuvent être masquées par la contraction

et le plissement des fourreaux (fig. 15 et 16). Les stries apparaissent nettement dans les parois étalées des fourreaux des prismes restés agglomérés, dont elles traversent les rangées en concordance et sans interruption.

La fig. 11 illustre les grandes variations d'épaisseur des stries transversales de croissance dans une rangée de fourreaux de prismes de *Pinctada margaritifera*, décalcifiés par le titriplex. On y voit des groupes de stries linéaires très rapprochées alternant avec des stries uniques, beaucoup plus épaisses. Il est possible que ces dernières résultent de la coalescence de stries linéaires très rapprochées.

Dans le présent matériel, on n'a pas constaté de différence sensible entre l'aspect des fourreaux des prismes aragonitiques décalcifiés et celui des fourreaux des prismes calcitiques : la striation transversale y est aussi accusée (cf. fig. 6, 7, 8, 11, à fig. 10 et 17). Elle est arciforme (fig. 10 et 17) et non rectiligne comme dans les prismes calcitiques (fig. 8, 14, 15, 16). Les stries, plissements ou cannelures longitudinales, que l'on retrouve aussi en abondance dans certaines préparations de prismes calcitiques (fig. 15), sont peu apparentes (fig. 10, 17).

Microscopie électronique.

Fourreaux des prismes décalcifiés, intacts ou dissociés par les ultrasons.

Des prismes roses isolés d'*Atrina nigra*, déposés sur grilles nues sans interposition de film de support, puis décalcifiés in situ, il subsiste le fourreau membraneux tubulaire, que l'on peut ouvrir et étaler sur la grille de manière à éviter la superposition des volets ou parois. Dans ces membranes, opaques aux électrons, on retrouve les stries transversales, décrites dans le chapitre précédent, sous l'aspect de bandes sombres, à limites imprécises, de largeur et de contraste variables, disposées parallèlement les unes aux autres, à intervalles très irréguliers, et alternant avec des bandes plus claires. Des stries longitudinales, également diffuses, traversent à angle droit les stries transversales. Les zones d'intersection de ces deux systèmes de stries sont plus contrastées que les régions avoisinantes des bandes transversales et longitudinales.

De petites plages arrondies, de 10 à 15 millimicrons de diamètre, opaques aux électrons, et réunies par des filaments, sont parfois enrobées à intervalles réguliers dans la substance même des fourreaux. Ces particules résistent à un séjour prolongé (9 jours) des fourreaux dans les solutions décalcifiantes.

A l'intérieur des fourreaux tubulaires de prismes isolés et non dissociés, en voie de décalcification, on trouve un réseau de travées opaques, arquées, séparées par des chenaux, qui correspondent au matériel calcaire en voie de décalcification (fig. 18). Les plus volumineuses de ces travées apparaissent au microscope à contraste de phase sous l'aspect de granulations (cf. fig. 18 à fig. 5). Dans ces réseaux

purement minéralisés, on n'a trouvé aucune trace de structure suggérant l'existence de travées organiques transversales.

Les fourreaux décalcifiés, exposés à une source de radiations ultrasoniques utilisée au maximum d'intensité, ne se dissocient pas ou se brisent en blocs opaques irréguliers. Les liquides contenant ces particules en suspension restent limpides. On ne distingue aucun plan de fracture ou de clivage préférentiels des fourreaux (3).

Après décalcification prolongée des prismes ou après pulvérisation suivie de décalcification, les ultrasons désintègrent partiellement le matériel et des moires apparaissent dans les liquides de suspension.

Dans ce matériel, sédimenté sur grilles recouvertes de films de support, on reconnaît au microscope électronique deux sortes de structures : des fragments opaques, de toutes dimensions, criblés d'anfractuosités (aspect en mâchefer), parfois aplatis en lamelles granuleuses, et des fibrilles (diamètre : 4-10 millimicrons), isolées ou groupées en faisceaux plus ou moins importants. Certaines de ces fibrilles paraissent constituées de granules sphériques, alignés régulièrement en chaînettes.

Dans certaines préparations, fibrilles et fragments de fourreaux paraissent indépendants les uns des autres, simplement juxtaposés ou superposés lors de la sédimentation et de la dessiccation sur les films de support. Dans d'autres préparations, les fibrilles proviennent de la désintégration des fragments de fourreaux (fig. 20 et 21).

Les sédiments contiennent aussi des fragments de dentelles de nacre, elles aussi en relation avec des fibrilles (voir discussion).

Fragments opaques et fibrilles ont été enregistrés dans tous les échantillons examinés (fig. 19, 20, 21), provenant de prismes calcitiques (*Turbo* sp, *Atrina nigra, Pinctada margaritifera, Vulsella vulsella, Malleus daemoniacus, Malleus regula, Mytilus edulis, Ostrea edulis*) et aragonitiques *(Unio rectus, Anodonta cygnaea, Margaritana margaritifera, Trigonia lamarckii, Anodontites trapezialis, Iridina spekii)*.

Répliques métalliques positives.

Répliques de surfaces internes des coquilles.

La surface interne marginale des coquilles, au niveau de la zone de croissance des prismes calcitiques et aragonitiques, examinée sur répliques métalliques positives, montre le dallage polygonal constitué par les extrémités libres des prismes. Dans ce dallage, les fourreaux organiques entourant les polygones minéraux forment des cordons aplatis ou bombés, de largeur uniforme, lisses ou finement granuleux (fig. 22).

(3) Dans certains prismes sombres d'*Atrina nigra* conservés pendant un temps prolongé (de un à trois mois) dans les liquides décalcifiants, la fragmentation des fourreaux par les ultrasons s'est effectuée en partie au niveau de certaines striations transversales ou de certaines arêtes longitudinales, libérant ainsi des lamelles rectangulaires (fig. 6).

Aussi bien dans les prismes calcitiques que dans les prismes aragonitiques, l'aspect de la surface naturelle des polygones minéraux des prismes, bombée en dôme ou plane, varie suivant les endroits d'une même coquille. Elle peut être recouverte d'une nappe plus ou moins continue de conchioline, qui enrobe et masque les structures sous-jacentes (fig. 23 et 24). A certains endroits, le matériel organique a disparu (corrosion naturelle), et la surface se présente sous l'aspect d'une plage de galets (fig. 22), couverte de très nombreuses éminences mamillaires, dispersées sans orientation reconnaissable. Ces éminences mamillaires, dont les contours sont accentués par la corrosion, sont des germes cristallins en voie de croissance, qui participent à la formation d'une nouvelle couche minérale au sein d'un polygone.

Une partie des filaments ou lambeaux de membranes qui sertissent ces nodules arrondis correspond à la conchioline refoulée par la croissance des cristaux.

Dans d'autres préparations *(Ostrea edulis)*, une orientation nette du matériel minéral apparaît à la surface des polygones, sous forme de rangées parallèles de lamelles calcaires imbriquées obliquement les unes sur les autres, et recouvertes par endroits par des lambeaux de membranes organiques ancrées dans les anfractuosités séparant les crêtes successives des lamelles (fig. 24 : cf. fig. 36 et 38, où les mêmes structures sont mises en évidence dans une préparation polie et corrodée; cf. aussi Tsujii, Sharp et Wilbur, 1958, fig. 6).

A la surface interne du periostracum, en bordure de la coquille, endroit de néoformation des prismes, des germes cristallins sont déposés sur la conchioline et partiellement enrobés dans cette dernière.

A l'endroit où la nacre de dernière formation (lamelles élémentaires, Schmidt, 1924) se développe sur les surfaces polygonales des prismes, des cristaux tabulaires d'aragonite, de dimensions variables (Perlmutterblättchen, Schmidt, 1924) sont dispersés sur le semis de galets aragonitiques (fig. 25) ou calcitiques (fig. 26) que constituent les germes des cristaux à la surface des polygones des prismes.

De nombreux germes cristallins amarrés à la surface libre bombée des fourreaux (fig. 27) ont été observés chez *Margaritana margaritifera*, *Anodonta cygnaea* et *Anodontites trapezialis*.

Du fait de l'émoussement des arêtes cristallines, les germes aragonitiques de petites dimensions se distinguent difficilement des germes calcitiques avec lesquels ils sont mélangés.

Répliques de surfaces polies parallèlement au grand axe des prismes.

Dans les préparations de prismes calcitiques et aragonitiques, polis parallèlement à leur longueur, les fourreaux de conchioline apparaissent, avant toute corrosion (fig. 28), sous forme de cordons lisses ou finement granuleux, qui séparent le matériel minéral des prismes voisins.

Ces cordons sont de largeur uniforme, sauf lorsque le plan de polissage intéresse tangentiellement l'une des facettes des prismes, auquel cas les cordons apparaissent élargis à des degrés divers.

Les fourreaux sont plus résistants que le matériel minéral à l'action des abrasifs utilisés pour le polissage. Sur la réplique d'une section longitudinale de prisme, préparée au cours d'une des étapes du polissage (émeri à gros grains), on constate que les stries produites par l'abrasif rayent la surface minérale, mais n'entament pas le matériel des fourreaux (fig. 28).

Certains fourreaux, polis parallèlement et transversalement au grand axe des prismes, montrent, après corrosion des surfaces, des crêtes saillantes plus ou moins aiguës, dont les flancs présentent tous les degrés d'obliquité. Quand le sommet des crêtes centrales est replié, il apparaît, sur préparation ombrée, sous l'aspect d'un cordon illuminé, entouré de part et d'autre par deux rubans finement granuleux (fig. 29 et 33).

Cette structure particulière est constante chez les *Pinnidae* examinés *(Atrina nigra, Pinna nobilis)* mais on la retrouve aussi chez d'autres espèces (fig. 32).

Les figures de corrosion de la calcite et de l'aragonite, à l'intérieur des polygones, sont très variées : on trouve des dépressions, des élévations, des agglomérations de nodules arrondis rappelant l'aspect en plage de galets décrit ci-dessus sur les surfaces de croissance des prismes. Les dénivellations sont distribuées au hasard ou distinctement orientées. Des lambeaux de pellicules, des filaments tordus, plus abondants dans les préparations fortement corrodées, sont ancrés dans les fentes ou les anfractuosités, ou dispersés sur les surfaces corrodées. Ils sertissent les élévations nodulaires (voir discussion).

La figure 30 montre une orientation définie des figures de corrosion dans un prisme calcitique d'*Atrina nigra*, poli parallèlement à son grand axe (dirigé, dans la fig. 30, de bas en haut et obliquant vers la droite). Dans cette préparation, on reconnaît deux systèmes de figures de corrosion.

On distingue tout d'abord trois bandes parallèles relativement planes (zones de faible corrosion). Ces bandes alternent avec des ornières anfractueuses (zones de forte corrosion). Ornières et bandes sont perpendiculaires au grand axe du prisme.

A la surface des bandes constituant ce premier système, on remarque des triangles alignés côte à côte et orientés dans le même sens. Ces triangles sont formés par le croisement, sous un angle de $55^{\circ} \pm 2^{\circ}$, de deux groupes d'arêtes parallèles, qui traversent obliquement le premier système de figures de corrosion et sont indépendantes de celui-ci.

L'alternance de zones minérales de résistance variable à la corrosion apparaît clairement lorsque le plan de polissage longitudinal intéresse un prisme tangentiellement à la partie interne de l'un des volets du fourreau, encore recouvert d'une mince couche de substance minérale (fig. 31).

Dans les zones fortement corrodées qui alternent avec les bandes transversales de substance minérale moins corrodée, la paroi interne du fourreau a été mise à nu par la disparition du calcaire. De petits éléments sphériques sont dispersés sur cette paroi, où l'on distingue des fibrilles partiellement enrobées dans la substance du fourreau. Certains de ces éléments fibrillaires paraissent orientés dans le sens longitudinal.

Comme on l'a signalé depuis longtemps (SCHMIDT, 1924), la conchioline est particulièrement abondante à la limite de la nacre et de la couche des prismes, où elle forme des travées robustes.

A l'endroit où la couche des prismes rencontre les lamelles de nacre, disposées perpendiculairement au grand axe des prismes, les fourreaux de ces derniers apparaissent comme des piliers terminés par un socle élargi dont la substance se continue sans démarcation précise avec la conchioline de nacre interlamellaire et intercristalline (fig. 34). Les socles envoient dans la profondeur de la nacre des expansions radiculaires (cf. Nathusius VON KÖNIGSBORN, 1877; Biedermann, 1900), qui interrompent localement l'architecture régulière en mur de briques (Backsteinbau, EHRENBAUM, 1885). La fig. 34 montre un de ces socles du fourreau et son prolongement embouti dans la nacre, dont les lamelles ou rangées de cristaux tabulaires d'aragonite, perpendiculaires au fourreau, sont recouvertes de fragments de dentelles de conchioline de nacre, sous l'aspect de membranes granuleuses, libérées par la corrosion.

Répliques de surfaces polies perpendiculairement au grand axe des prismes.

Après corrosion des surfaces polies, les fourreaux de conchioline, délimitant des champs polygonaux, se présentent sous l'aspect de cordons saillants, lisses ou finement granuleux, plans, convexes ou concaves (fig. 36, 37, 38).

En section transversale, comme en section longitudinale, des figures de corrosion en plages de galets (fig. 37) sont constituées de nodules arrondis, libres ou coalescents, distribués au hasard. Ces figures de corrosion semblent prédominer dans les préparations de prismes aragonitiques.

D'autres figures de corrosion décèlent une orientation distincte des constituants minéraux, en particulier dans les prismes calcitiques.

Les figures 36 et 38 montrent, chez *Ostrea edulis,* l'orientation du matériel minéral à la surface de deux polygones situés à la limite des prismes et du calcitostracum.

Des dalles ou lamelles allongées, arrondies, alignées côte à côte, sont disposées en rangées parallèles, imbriquées comme les ardoises d'un toit, et donnent à la surface du polygone un aspect feuilleté. Des lambeaux de membranes coiffent les crêtes arrondies de ces lamelles et sont parti-

culièrement abondants à la limite du fourreau et du polygone. De nombreuses petites structures lenticulaires sont attachées aux flancs des lamelles et sont également dispersées à la surface du fourreau (fig. 36).

Répliques de plans de fracture de la couche des prismes.

Dans les préparations illustrées fig. 39, 40, 41, 44 *(Atrina nigra)* et 43 *(Margaritana margaritifera)*, les plans de fracture ont intéressé des groupes de prismes dans le sens de leur longueur, les uns au niveau de leur fourreau, d'autres au sein de la colonnette minérale du prisme. Les plans de fracture ont mis en évidence des lames minérales parallèles dont l'orientation est parfois sans relation avec l'axe géométrique longitudinal du prisme (fig. 39). Ces lames peuvent être divergentes, disposées en barbes de plumes ou en éventail (fig. 39, 40) autour d'un axe central ou excentrique. La corrosion fait apparaître entre les lames des fentes d'où émergent des lambeaux de membranes (fig. 40). D'autres plans de fracture démasquent, à l'intérieur de la substance minérale des prismes, des rangées régulièrement superposées de nodules arrondis, alignés, qui ressemblent aux germes cristallins disposés en surface dans la zone de croissance des prismes (fig. 41).

De volumineux nodules hémisphériques, réunis en groupes séparés par un matériel membraneux (fig. 43), caractérisaient le plan de fracture longitudinal d'un prisme aragonitique de *Margaritana margaritifera*.

Dans la préparation illustrée figure 44, le plan de fracture a probablement intéressé tangentiellement le prisme à la limite entre la substance minérale et la paroi interne d'un fourreau de conchioline. Une série de crêtes saillantes, parallèles, perpendiculaires à la longueur du prisme, projettent une ombre partielle sur des zones relativement planes, parsemées de petits corpuscules arrondis. Des lambeaux de filaments (en blanc sur la figure) sont amarrés sur ces crêtes (voir discussion).

Corrosion de la conchioline.

Sur les surfaces polies de la zone des prismes, mises au contact de la potasse caustique à chaud (SCHMIDT, 1932) ou de la trypsine, les bandes de conchioline présentent un aspect rugueux. Elles sont sillonnées de fissures et surmontées de très nombreux éléments sphériques. Aucune orientation particulière des figures de corrosion n'a été décelée dans ce matériel (fig. 35).

Les prismes de *Mytilus edulis* LINNÉ.

La zone bleu-violacée, qui forme la plus grande partie de la coquille de *Mytilus edulis*, est constituée de fines aiguilles, qui sont des monocristaux de calcite (« blaue Schicht » : Nathusius VON KÖNIGSBORN, 1877;

Tullberg, 1882; Ehrenbaum, 1885; List, 1902; Schmidt, 1921). Ces prismes aciculaires, recourbés, forment un angle de 45° avec la surface externe de la coquille (periostracum). Leurs faibles dimensions et la minceur de leur fourreau les distinguent des prismes de nombreuses autres espèces de Mollusques (comparer fig. 11 à fig. 13).

D'après List (1902, fig. 14, Pl. 8), on distingue dans les prismes de *Mytilus* des stries transversales qui traduisent, comme chez les autres espèces, un rythme discontinu de croissance cristalline.

Des répliques de la surface interne marginale de la coquille (fig. 45 et 46) montrent l'affleurement des extrémités libres des prismes sous forme de pyramides tronquées, dont les facettes, orientées dans la même direction dans les prismes voisins, coïncident avec les plans cristallins. La corrosion naturelle et artificielle (fig. 46) éliminent un matériel initialement amorphe, sécrété par les cellules épithéliales palléales prismogènes, qui couvre la surface libre des prismes. Les filaments ou lambeaux de membranes (en blanc sur les figures) qui entourent les prismes, correspondent en partie aux extrémités des fourreaux, en partie aux reliquats de ce matériel organique.

A la périphérie de la zone des prismes et à la face interne du periostracum adjacent, ce même matériel organique enrobe un semis abondant de germes cristallins arrondis (aspect en plage de galets).

Au microscope à contraste de phase, les fourreaux des prismes décalcifiés de *Mytilus* apparaissent sous forme de tubes minces, d'aspect vitreux (fig. 13).

Dissociés par les ultrasons après décalcification et sédimentation sur les films de support, les fourreaux disloqués ou conservant leur forme tubulaire originale (fig. 47) se présentent au microscope électronique sous forme de membranes granuleuses, criblées de petits orifices arrondis, et dans lesquelles on distingue parfois des fibrilles. Ces structures ressemblent étroitement aux feuillets réticulés ou dentelles caractérisant la conchioline de nacre des *Mytilidae* (Grégoire, Duchâteau et Florkin, 1955; Grégoire, 1957, 1960, 1961).

Comme dans les préparations de prismes provenant d'autres espèces (voir discussion), des dentelles de conchioline de nacre sont souvent mélangées au résidus tubulaires des fourreaux. Dans le cas de *Mytilus,* il n'est pas possible de distinguer les unes des autres les membranes provenant de la nacre et celles provenant des prismes. Des membranes de nacre, en se plissant au cours de la sédimentation et de la dessiccation sur les films de support, peuvent emprunter accidentellement l'aspect de tubes aplatis.

Toutefois, dans les répliques de prismes polis et corrodés, ainsi que dans les répliques de surfaces de fracture de prismes, on reconnaît les fourreaux avec leur structure en dentelles, libérés par la corrosion ou la fracture, affaissés sur les socles minéraux, dans des régions manifestement dépourvues de nacre.

DISCUSSION.

A la différence des membranes de conchioline de nacre et des fourreaux des prismes de *Mytilus edulis*, les fourreaux des prismes décalcifiés des 20 espèces de Pélécypodes étudiés dans le présent travail se présentent comme un matériel relativement rigide, malaisément dissociable mécaniquement.

On examinera ci-dessous un certain nombre de particularités de structure des fourreaux et de leur contenu minéral, mises en évidence au cours des présentes observations.

1. Sur les striations des fourreaux des prismes.

D'après les données de la littérature classique (Moynier de Villepoix, 1892; Biedermann, 1901, 1902; Römer, 1903; Bütschli, 1908; Rassbach, 1912 a, b; Schmidt, 1921 a, b, 1924), les striations transversales des prismes sont en relation avec le mode et le rythme de cristallisation du carbonate de calcium au cours de la croissance de la coquille. Les striations correspondent aux étapes successives du développement des prismes en hauteur et traduisent le caractère intermittent de la sécrétion de conchioline ou de la cristallisation minérale sur le substrat organique.

Il convient de résumer ces données classiques.

Prismes calcitiques. — Les prismes calcitiques sont simples (orthoprismes, Karny, 1913) ou composés (klinoprismes, Karny, 1913).

Chaque prisme calcitique simple (chez *Pinna*, p. ex.) est, au début de son développement, un monocristal de calcite. Complètement développé, il est constitué d'un agrégat, d'une mosaïque de cristaux identiques (Ehrenbaum, 1885; Biedermann, 1901; Karny, 1913; Schmidt, 1921 b).

La compression réciproque des cristaux de calcite voisins, lors de la croissance, déforme et masque la structure hexagonale primitive des ébauches des prismes calcitiques : des surfaces de contact se substituent aux surfaces cristallines (arrondissement irrégulier des hexagones). Les prismes ne peuvent plus croître que dans le sens de l'axe principal.

Du fait du caractère discontinu de la croissance des prismes, ceux-ci sont constitués de disques minéraux empilés. Lors d'une décalcification, cette architecture est mise en évidence par le développement d'étranglements annulaires et par la séparation des disques.

Chez *Meleagrina* (Karny, 1913; Schmidt, 1921 a, b), on trouve, à côté de prismes simples, des prismes composés. Les observations en lumière polarisée et l'étude des figures de corrosion ont montré que les éléments discoïdaux empilés constituant les prismes composés sont subdivisés en compartiments, constitués chacun de plusieurs cristaux de calcite. A l'intérieur d'un même élément, l'orientation des axes optiques de chacun de ces groupes de cristaux diffère de celle des groupes voisins,

tandis que, dans les prismes simples, l'orientation des axes optiques des individus cristallins composant le prisme est identique.

Prismes aragonitiques *(Unionidae)*. — Un prisme aragonitique est un agrégat de cristaux, qui composent un sphérocristal ou un fragment cunéiforme (keilförmiger Ausschnitt, BIEDERMANN, 1901; SCHMIDT, 1921 b, 1925, 1932) de sphérocristal (4).

Dans les zones de néoformation des prismes, en bordure de la coquille, les ébauches dispersées des sphérocristaux sont des disques arrondis présentant une croissance concentrique et une double striation, radiaire et concentrique.

La croissance concentrique des sphérocristaux n'est plus possible quand ils arrivent au contact les uns des autres. Du fait de leur compression mutuelle, il acquièrent une forme polygonale en section transversale. C'est alors seulement dans le sens longitudinal que pourront se développer de nouveaux sphérocristaux, à l'extrémité interne des prismes, en contact avec l'épithélium palléal. Les prismes acquièrent de ce fait une structure en colonnettes pourvues d'une striation longitudinale prédominante sous forme de cannelures et d'une striation transversale, moins apparente que dans les prismes calcitiques. La striation longitudinale correspond à la superposition des striations radiaires des sphérocristaux originels. D'autre part, et pour les même raisons mécaniques, les stries ou étranglements annulaires transversaux peuvent être assimilés à la stratification concentrique initiale des sphérocristaux.

Par suite de l'interruption ou du ralentissement périodique de la croissance des prismes, un prisme aragonitique constitué est en réalité une colonne de sphérocristaux ou de fragments cunéiformes de sphérocristaux discoïdes superposés, et les stries transversales indiquent, comme dans les prismes calcitiques, les étapes de la croissance des prismes en hauteur.

Si les descriptions classiques résumées ci-dessus établissent une relation entre la striation transversale des prismes et le caractère intermittent de l'édification de nouveau matériel minéral, les données concernant la nature des stries transversales observées occasionnellement dans les fourreaux décalcifiés sont peu explicites et leur interprétation contradictoire.

D'après VON KÖNIGSBORN (1877) les stries transversales correspondraient aux extrémités de membranes organiques tendues transversalement entre les disques minéraux superposés. Pour RUBBEL (1911), RASSBACH (1912), elles seraient des épaississements annulaires des fourreaux. Suivant SCHMIDT (1932 c, d) les stries intéressent exclusivement le matériel minéral. Elles sont absentes dans les fourreaux des prismes de *Pinna nigra* (coquilles et perles). Toutefois, à l'intérieur des fourreaux des perles de prismes de *Pinna nigra*, on trouve des rangées d'in-

(4) Les divergences d'interprétation entre les auteurs cités et BØGGILD (1930) concernant l'architecture des prismes aragonitiques, ne peuvent être examinées ici.

clusions sphériques (vésicules de gaz ou de liquide) (5). Selon SCHMIDT, ces inclusions, responsables de l'aspect strié des fourreaux, se formeraient périodiquement dans la conchioline encore molle, peu après sa sécrétion. L'orientation des vésicules gazeuses ou liquides suggérerait l'existence, dans la conchioline des fourreaux, d'un certain degré de stratification perpendiculaire à la longueur des prismes.

D'après les présentes observations, les stries transversales des fourreaux peuvent avoir une double origine :

1. Une partie des stries seraient des épaississements transversaux annulaires de la conchioline des fourreaux, des empreintes comblant les solutions de continuité entre les disques minéraux superposés (cf. RUBBEL, 1911, et RASSBACH, 1912). La présence de crêtes parallèles (fig. 44) ou d'ondulations, à la surface interne de certaines facettes de fourreaux mises à nu lors de la corrosion de surfaces polies, sont en faveur de cette interprétation.

Toutefois, dans de nombreuses sections longitudinales de fourreaux, ceux-ci apparaissent sous forme de cordons de largeur uniforme et ne montrent ni les ondulations ni les festons qui traduiraient l'existence d'épaississements annulaires transversaux (fig. 29).

2. Une partie des stries, et probablement leur majorité, seraient dues à la persistance, sur la face interne des fourreaux décalcifiés, de bandes parallèles de calcaire ayant résisté à la décalcification, même prolongée (fig. 6), et à la disparition de zones minérales alternant avec les premières, plus solubles que celles-ci dans les agents décalcifiants (fig. 31). Une dissolution du calcaire, plus complète que dans les prismes agglomérés du même matériel, expliquerait en partie l'absence de striation dans les fourreaux des prismes isolés d'*Atrina nigra* (fig. 2, 3).

RÖMER (1902, 1903) avait déjà suggéré l'existence, dans un même prisme, de zones résistantes à la corrosion alternant avec des zones moins résistantes.

2. Sur la présence de matériel organique à l'intérieur des prismes.

Les données de la littérature sont contradictoires à ce sujet. D'après VON KÖNIGSBORN (1877), WATABE et WADA (1956), des cloisons organiques seraient tendues transversalement entre les disques minéraux empilés des prismes. Selon RASSBACH (1912 a, b), l'intérieur des prismes serait exclusivement minéral. BIEDERMANN (1901), RÖMER (1903) et SCHMIDT (1932 c, d) n'ont pas observé de cloison et admettent l'existence de traces de conchioline ou de fines membranes discontinues à

(5) Des rangées de vésicules semblables ont aussi été signalées par BIEDERMANN (1901), RÖMER (1903), BÜTSCHLI (1908), à l'intérieur des fourreaux de prismes aragonitiques *(Anodonta, Margaritana)*.

l'intérieur du calcaire. Pour Ranson (1952), un prisme est constitué d'un empilement de lamelles organiques calcifiées.

Les modalités techniques utilisées dans le présent travail n'ont pas mis en évidence de cloisons organiques intrasprismatiques.

Des lambeaux de membranes, ancrés dans les anfractuosités séparant les formations minérales (lamelles et nodules), sont visibles sur certaines répliques de matériel poli et corrodé, ou de plans de fracture (fig. 32, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 43), mais n'apparaissent pas sur d'autres (fig. 29, 30, 31, 33).

Ces membranes peuvent avoir plusieurs origines. Elles peuvent correspondre à de la conchioline intraprismatique, libérée de sa gangue minérale au cours de la corrosion. D'autre part, des lamelles minérales amincies par la corrosion (fig. 42) peuvent emprunter l'aspect de membranes, dont il est difficile de les distinguer. Il faut enfin tenir compte d'un artefact constant dans les répliques métalliques positives : les moulages négatifs des fissures ou craquelures qui se produisent lors de la corrosion des surfaces minérales, sont détachés avec la réplique négative sous forme de filaments ou de membranes, puis métallisés au cours de la vaporisation du carbone sur cette réplique négative et de l'ombrage subséquent au palladium de la réplique positive en carbone. Il est souvent difficile de distinguer ces moulages métallisés d'anfractuosités des répliques de membranes organiques réelles (6).

Si, dans certaines préparations de surfaces polies et corrodées et de plans de fracture, l'intérieur des prismes paraît exclusivement minéral (fig. 30), dans d'autres préparations, caractérisées par des structures en « plages de galets » (fig. 22, 43), les nodules arrondis sont entourés de matériel membraneux dont la disposition rappelle celle des membranes organiques authentiques qui enrobent ou sertissent les germes cristallins sur les surfaces de croissance des prismes.

3. Sur les structures de la calcite et de l'aragonite au niveau des surfaces de croissance des prismes, des surfaces polies et corrodées et des plans de fracture.

L'agglomération de germes cristallins arrondis à la surface des polygones des prismes dans la zone de croissance, à la face interne marginale de la coquille, donne à cette zone un aspect de plage de galets. L'absence de caractères cristallins (angles et arêtes) dans ces germes, ne permet pas de distinguer les unes des autres les ébauches calcitiques (fig. 26, petits nodules) des ébauches aragonitiques (fig. 22, fig. 25), sauf à la limite de la nacre, où de grands cristaux tabulaires d'aragonite (fig. 25) sont posés sur les germes calcitiques des prismes (fig. 26).

(6) Le développement de cet artefact sur les répliques de l'émail dentaire, par exemple, donne l'illusion que les prismes constituant l'émail sont entourés de fourreaux (voir Helmcke, 1955; Höhling et Erwig, 1960).

Les figures de corrosion de la calcite et de l'aragonite, illustrées dans la littérature à l'échelle du microscope classique (LEYDOLT, 1856; ROSE, 1858; VON EBNER, 1885; KARNY, 1913), ainsi que celles de la calcite pure, enregistrées au microscope électronique (élévations triangulaires : PFEFFERKORN, 1950), n'ont été observées que dans quelques préparations du présent matériel (voir ci-dessous, fig. 30).

Comme on le sait, les figures de corrosion varient suivant de nombreux facteurs, notamment la nature et la concentration de l'agent de corrosion, la température, la durée de l'action, les conditions physiques de contact entre le minéral et la solution corrodante (degré de mobilité, courants : PFEFFERKORN, 1950), et le degré de pureté du matériel, qui influence les propriétés des cristaux. Ce dernier facteur joue un rôle important dans les coquilles, où le carbonate de calcium des prismes est contaminé à des degrés divers par la conchioline.

L'architecture des prismes, constitués de disques empilés, tout au moins dans les prismes calcitiques, mise en évidence par la corrosion (fig. 12, 14, 15, 16), suggère que des zones fortement minéralisées alternent avec des zones où le matériel organique est plus abondant ou prédominant, sans nécessairement y former de structure visible.

Le degré variable de contamination par la conchioline, dû au caractère intermittent des dépôts de carbonate de calcium et de conchioline, lors de la croissance des prismes, serait responsable des différences enregistrées dans la résistance du carbonate de calcium aux agents de décalcification, et expliquerait aussi la formation des stries de croissance.

Les inégalités considérables d'épaisseur de ces stries, illustrées dans la fig. 11, dépendraient de la durée respective des périodes de genèse et d'accroissement des microcristaux de carbonate de calcium, et des périodes pendant lesquelles la sécrétion de conchioline serait prédominante. La vitesse de déposition des microcristaux jouerait aussi un rôle (WADA, 1957).

Dans le présent matériel, on peut classer en deux groupes les figures de corrosion apparaissant sur les surfaces polies : les figures distribuées au hasard et les figures orientées.

Parmi les premières, on distingue des structures anfractueuses et réticulaires, dépourvues de toute régularité, caractérisant les corrosions intenses (fig. 32, 34, 42), et les structures en plages de galets, prédominantes dans les préparations de prismes aragonitiques, où des nodules arrondis, isolés ou coalescents, ressemblent aux germes cristallins des surfaces de croissance (fig. 37, voir aussi fig. 41). BIEDERMANN (1901, fig. 22) avait déjà obtenu, à l'échelle microscopique, des agrégats de nodules semblables, à partir de mélanges in vitro de sels calciques.

Parmi les figures de corrosion orientées, on rencontre la disposition en lamelles superposées (prismes aragonitiques d'*Unio rectus :* non illustré) ou imbriquées (prismes calcitiques d'*Ostrea edulis,* fig. 36, 24, 38). Cette dernière orientation rappelle celle du calcitostracum (TSUJII, SHARP et WILBUR, 1958; GRÉGOIRE, 1958, et observations inédites).

Les plans de clivage obtenus par fracture mettent en évidence certaines orientations des groupes cristallins qu'il convient de comparer aux figures de corrosion apparaissant sur les surfaces polies, ainsi que dans les prismes isolés entre lame et lamelle, et examinés au microscope à contraste de phase.

Si l'on confronte, par exemple, les figures 8, 15 et 16 et les figures 39 et 40, représentant des prismes d'*Atrina nigra* orientés en sens longitudinal, on ne reconnaît tout d'abord aucune relation entre les stries transversales de croissance (fig. 8, 15 et 16) et les images de plans de fracture longitudinale de prismes, où apparaît (fig. 39 et 40) la disposition longitudinale en éventail de groupes cristallins.

La fig. 30, montrant deux systèmes de corrosion dans un prisme de la même espèce, orienté lui aussi dans le sens longitudinal, est susceptible d'expliquer ces divergences. Dans cette préparation, l'alternance de zones minérales résistantes et de zones moins résistantes à la décalcification, qui est à l'origine des stries de croissance, n'interrompt pas l'orientation longitudinale oblique des groupes cristallins, esquissée dans la figure 30 et démasquée dans les plans de fracture (fig. 39 et 40). D'autre part, les stries qui délimitent dans la figure 15, des bandes minces longitudinales, pourraient correspondre aux espaces séparant les dalles cristallines longitudinales de la figure 39 et aux cannelures ou sillons séparant ces groupes dans la figure 40.

L'interprétation qui vient d'être proposée s'accorderait avec les remarques de Schmidt (1924, p. 151), d'après lequel la stratification de croissance et l'orientation cristalline du minéral dans les prismes sont deux phénomènes indépendants.

D'autres plans de fracture ont démasqué à l'intérieur de certains prismes calcitiques *(Atrina nigra)* et aragonitiques *(Margaritana margaritifera)* (fig. 43) des éminences mamillaires arrondies, réunies en petits groupes séparés par des travées membraneuses. Ces nodules sont localisés aux endroits où le plan de fracture intéresse l'intérieur d'un prisme. On ne les observe pas à la surface des fourreaux des prismes voisins, mis à nu par la fracture, ce qui paraît exclure l'éventualité d'artefacts.

Si les nodules arrondis distribués à la surface interne de la coquille sur les polygones des prismes sont considérés comme des germes cristallins et caractérisent les stades précoces de croissance minérale des prismes (Watabe et Wada, 1956; Tsujii, Sharp et Wilbur, 1958), la nature des éminences mamillaires ressemblant aux ébauches cristallines, et conférant un aspect de plages de galets à certaines surfaces polies et corrodées (fig. 37) ainsi qu'à certains plans de fracture (fig. 41 et 43), est plus difficile à déterminer.

Dans l'éventualité où ces éminences mamillaires seraient des germes cristallins, l'organisation minérale interne de certains prismes serait comparable, comme le suggère la figure 41, à celle d'un mur de galets, où les galets seraient les cristaux arrondis ayant conservé la forme originelle

décelée sur les surfaces de croissance, et le mortier, la conchioline enrobant ces cristaux. Cette interprétation se rapproche de celle émise par RANSON (1950) concernant la structure des prismes (voir ci-dessus).

Dans la préparation illustrée figure 41, les rangées parallèles de nodules mamillaires correspondraient à des dépôts successifs, d'importance variable, de germes cristallins, au cours de la croissance de la substance minérale du prisme.

4. Sur l'origine des fibrilles libérées par la désintégration mécanique des fourreaux des prismes décalcifiés.

On sait que les déplacements successifs, en face d'une même plage de la face interne de la coquille, de portions nacrigènes et prismogènes de l'épithélium palléal, provoquent une formation alternée de lamelles de nacre et de prismes (7). Des lamelles de nacre sont donc normalement engrenées dans la couche des prismes au cours de la croissance de la coquille (MOYNIER DE VILLEPOIX, 1882; RUBBEL, 1911; SCHMIDT, 1923). Les échantillons prélevés dans la couche des prismes, séparés par voie mécanique des couches voisines (periostracum, nacre ou calcitostracum), restent contaminés de matériel étranger.

Comme on l'a signalé ci-dessus, les préparations de prismes décalcifiés, dissociés par les ultrasons, et sédimentés sur les films de support, contiennent fréquemment des fragments de dentelles organiques de nacre.

On sait d'autre part que des fibrilles participent à la structure des dentelles de nacre. Ces fibrilles sont libérées par voie chimique (GRÉGOIRE, DUCHÂTEAU et FLORKIN, 1955) ou après exposition prolongée aux ultrasons (GRÉGOIRE, 1960), traitement indispensable à la désintégration d'un matériel aussi résistant que les prismes.

Dans ces conditions, une partie des fibrilles sédimentées avec les fragments opaques, et résultant de la dissociation des fourreaux, doit provenir des dentelles de nacre (8) (9).

(7) D'après une autre interprétation, que l'on ne peut examiner ici, l'épithélium palléal serait fonctionnellement polyvalent, (TULLBERG, 1882; RUBBEL, 1911; RASSBACH, 1912), et les mêmes cellules seraient susceptibles de sécréter les trois couches de la coquille.

Cf. TSUJII (1960, p. 64) : « The formation of the three layers of the shell is dependent on three different functional conditions of the epithelial cells. Moreover, these conditions are feasibly changeable from one to another by external stimulations ».

(8) Des formations périostracales pénètrent également dans la couche des prismes (RUBBEL, 1911 : *Margaritana*). Dans des échantillons de periostracum, décalcifié et exposé aux ultrasons, on n'a pas trouvé de fibrilles, dans les conditions de technique utilisées pour la préparation des prismes.

(9) D'après des observations inédites, on trouverait également des fibrilles dans le matériel organique associé au calcitostracum.

(10) Ce contrôle n'est évidemment applicable qu'aux coquilles pourvues de nacre (aragonite) et chez lesquelles les prismes sont constitués de calcite. Il est sans signification lorsque les coquilles sont entièrement aragonitiques *(Unionidae)* ou calcitiques *(Ostreidae)*.

Toutefois, les observations suivantes suggèrent que des fibrilles participent aussi à la structure des fourreaux des prismes :

1. Dans les roentgenogrammes de plusieurs poudres de prismes calcitiques provenant d'espèces possédant de la nacre, et dans lesquelles on a trouvé des fibrilles après décalcification et dissociation par les ultrasons, on n'a pas observé le spectre caractéristique de l'aragonite (10) (LUTTS, GRANDJEAN et GRÉGOIRE, 1960).

2. Dans les préparations de prismes décalcifiés, irradiés par les ultrasons et sédimentés sur films de support, on trouve des fragments authentiques de fourreaux en voie de dissociation fibrillaire (fig. 21). Au niveau de ces fragments, une juxtaposition ou une superposition accidentelle de fibrilles étrangères à la structure des fourreaux, lors de la sédimentation et de la dessiccation sur les films de support, paraît exclue. Des fibrilles se distinguent aussi dans les membranes intactes ou disloquées des fourreaux des prismes de *Mytilus edulis* (fig. 47) et au niveau de la surface interne de fourreaux mise à nu lors de la corrosion de prismes polis (fig. 31).

CONCLUSIONS.

Sauf chez une espèce (*Mytilus edulis* LINNÉ), la conchioline constituant le fourreau organique des prismes, étudiée dans le présent travail chez 20 espèces de Pélécypodes et un Gastéropode, diffère de la conchioline de nacre par sa rigidité et sa résistance plus grande à la dissociation mécanique par les ultrasons.

Une même structure submicroscopique de la conchioline (type Pélécypode serré, caractéristique des Mytilides; GRÉGOIRE, DUCHÂTEAU et FLORKIN, 1955; GRÉGOIRE, 1960) est associée, chez *Mytilus edulis,* aux deux types de cristallisation du carbonate de calcium, calcite dans les prismes et aragonite dans la nacre. Dans les coquilles de certains Mollusques, tels que *Mytilus edulis,* le type de cristallisation du carbonate de calcium ne dépendrait donc pas nécessairement de la structure de la conchioline.

Chez les autres espèces, les techniques utilisées dans le présent travail n'ont pas non plus décelé de différence de structure entre les fourreaux des prismes calcitiques et ceux des prismes aragonitiques.

Chez ces espèces, les fourreaux apparaissent, à la surface interne de la coquille et dans les préparations polies et corrodées, sous l'aspect de travées granuleuses homogènes, où l'on ne distingue aucune structure particulière, si ce n'est occasionnellement des nodules cristallins enrobés et quelques fibrilles.

L'irradiation prolongée par les ultrasons des fourreaux des prismes décalcifiés a libéré des fibrilles, qui font aussi partie des fourreaux de *Mytilus.*

Ces fibrilles sont, en partie tout au moins, le produit de la dissociation des dentelles de nacre ou de certains constituants organiques du calcitostracum (chez *Ostrea edulis*), engrenés dans la zone des prismes et contaminant la plupart, sinon tous les échantillons de matériel prismatique.

Bien qu'il soit difficile d'apprécier l'importance de cette contamination des résidus organiques des prismes par la conchioline de nacre, certaines observations, exposées ci-dessus, plaident en faveur de la participation de fibrilles à la structure submicroscopique des fourreaux de conchioline de prisme, aussi bien qu'à celle de la conchioline de nacre.

Dans ce cas, dans la matière organique de la nacre comme dans celle des prismes, des fibrilles formeraient l'armature de base, enrobée, soit dans un matériel de structure encore indéterminée (prismes), soit, au niveau des dentelles de nacre, dans un manchon se présentant au microscope électronique, en partie tout au moins, sous forme de tubérosités (GRÉGOIRE, DUCHÂTEAU et FLORKIN, 1955; aspects en « rhizomes d'iris » : GRÉGOIRE, 1957, 1960).

RÉSUMÉ.

1. La substance organique constituant les fourreaux des prismes calcitiques et aragonitiques (conchioline de prisme) a été étudiée au microscope à contraste de phase et au microscope électronique chez 21 espèces de Pélécypodes et chez *Turbo* sp. (Gastéropode).

2. Le matériel comprend : 1. des fourreaux décalcifiés par l'acide chlorhydrique ou par chélation, intacts ou dissociés par l'irradiation ultrasonique, précédée ou non de broyage ou de pulvérisation; 2. des répliques métalliques positives de surfaces internes de coquilles, au niveau de la zone marginale de croissance des prismes, de surfaces polies suivant diverses orientations, avant et après corrosion par les agents décalcifiants, et de surfaces de fracture.

3. Les étapes de la décalcification des prismes calcitiques, observées au microscope à contraste de phase, montrent, à l'intérieur des fourreaux, la dislocation des colonnettes minérales en segments lenticulaires inégaux, constitués chacun de disques empilés.

Les fourreaux des prismes calcitiques et aragonitiques ne montrent pas de différence sensible de structure : les uns et les autres ont l'aspect de tubes vitreux, parsemés de granulations, ou pourvus d'une abondante striation transversale et d'une striation longitudinale plus discrète.

4. Examinée au microscope électronique, sans interposition de films de support, la substance des fourreaux forme des plages homogènes ou granuleuses, dans lesquelles les stries de croissance apparaissent comme des régions diffuses, plus opaques.

Au niveau des zones de croissance des prismes (région marginale interne de la coquille), et des surfaces polies et corrodées, étudiées sur

répliques métalliques positives, les fourreaux des prismes calcitiques et aragonitiques se présentent sous l'aspect de travées granuleuses, où ne se décèle aucune trace d'organisation.

5. La pulvérisation ou le broyage, combinés aux ultrasons, dissocient les fourreaux des prismes calcitiques et aragonitiques en fragments opaques, dépourvus de plans de clivage ou de fracture préférentiels, et en fibrilles. Une partie de ces fibrilles provient de la dissociation des dentelles de conchioline de nacre, engrenées normalement dans la couche des prismes, et contaminant à des degrés divers les échantillons prélevés au niveau de cette dernière.

Des observations suggèrent que des fibrilles participeraient, dans les fourreaux des prismes comme dans les dentelles de nacre, à la structure submicroscopique du matériel organique.

Une interprétation est proposée selon laquelle, dans la substance organique de la nacre comme dans celle des prismes, l'armature submicroscopique de base serait fibrillaire. La similitude ou l'identité d'aspect entre conchioline de nacre et conchioline de prisme n'existerait qu'au niveau de cette armature, celle-ci étant enrobée dans un matériel de structure différente dans la nacre et dans les prismes.

6. Exposés à une irradiation ultrasonique de moyenne intensité, les fourreaux des prismes décalcifiés de *Mytilus edulis,* beaucoup plus minces que ceux des autres espèces étudiées, sont des tubes granuleux, dont la structure submicroscopique est identique à celle des dentelles de conchioline de nacre de la même espèce (dentelles de type Pélécypode serré, caractéristique des Mytilides).

Dans ce matériel, une même structure organique est associée à la calcite dans les prismes et à l'aragonite dans la nacre et le type de cristallisation du carbonate de calcium ne dépendrait pas nécessairement de la structure de la conchioline.

7. Les stries transversales (stries de croissance) sont produites, soit par des épaississements annulaires internes des parois des fourreaux, soit, plus généralement, par la persistance, dans les prismes décalcifiés, de bandes minérales annulaires, d'importance très variable, parallèles entre elles, disposées en saillie à la surface interne des fourreaux, et alternant avec des zones où le calcaire a disparu.

La nature de ces variations de résistance du carbonate de calcium aux agents décalcifiants est discutée. Le degré variable de contamination du matériel minéral par la conchioline, probablement facteur important de ces variations de résistance, dépendrait du caractère intermittent des dépôts dans les zones de croissance et de leurs proportions relatives.

8. A la surface des zones de croissance des prismes, étudiées sur répliques métalliques positives, un semis de microcristaux ou germes cristallins, nodules arrondis dépourvus d'arêtes et d'angles, couvre sans orientation précise la surface des polygones minéraux et des fourreaux (aspect en

plage de galets). Ces microcristaux sont enrobés en partie dans un substrat organique abondant.

9. Sur les surfaces polies et corrodées, les figures de corrosion de la calcite et de l'aragonite indiquent l'orientation du matériel cristallin ou sont distribuées au hasard. Les relations entre les figures de corrosion orientées et les plans de clivage ou de fracture des prismes sont discutées.

Certaines figures de corrosion et certaines surfaces de fracture interne des prismes montrent des éminences mamillaires analogues aux germes cristallins des surfaces de croissance. Ces éminences mamillaires peuvent présenter une orientation très régulière, coïncidant avec les stries de croissance. Ces observations pourraient indiquer la persistance, à l'intérieur du matériel minéral des prismes, de zones présentant l'organisation initiale caractéristique des surfaces de croissance.

10. A l'intérieur des prismes, le matériel organique existe probablement à l'état discontinu. Il correspondrait aux reliquats, comprimés par la croissance cristalline, de la couche de conchioline déposée en surface dans les zones d'accroissement des prismes et formant une assise aux semis de germes cristallins. L'identification de ce matériel organique dans les répliques de surfaces polies et corrodées et dans celles des plans de fracture est toutefois incertaine : une partie des fragments de membranes qui surmontent ces surfaces sont des artefacts de réplication.

Nous adressons nos vifs remerciements à la Commission Administrative du Patrimoine de l'Université de Liège, qui a pris à sa charge, pour l'année 1960, le contrat d'entretien du microscope R.C.A.; au Fonds National de la Recherche Scientifique, pour l'aide financière que cet organisme nous a accordée (crédits aux chercheurs); à l'I.R.S.I.A., propriétaire du microscope, qui nous a autorisé à utiliser l'instrument; à l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, au Dr Paul S. GALTSOFF, qui nous ont fait don de spécimens; au Prof. F. SCHOENAERS, dont nous avons, depuis plusieurs années, utilisé le générateur d'ultrasons; au Dr R. NOËL, Chef de Service à l'Institut National de l'Industrie Charbonnière, qui, depuis plusieurs années, a mis son outillage à notre disposition; à Madame Dr. Gh. DUCHÂTEAU, qui a bien voulu préparer les solutions de trypsine; à M. P. CUVELIER, pour le diagnostic de certaines anomalies accidentelles dans le fonctionnement du microscope; à M. G. PULINCKX, qui a effectué l'enrobage des échantillons destinés au polissage; au Prof. Dr W. ADAM, qui a obligeamment identifié plusieurs coquilles; aux Prof. W. DE KEYSER, J. MELON et G. PFEFFERKORN qui ont bien voulu examiner les micrographies de figures de corrosion.

Nous remercions spécialement M. A. CAPART, Directeur de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, pour l'aide qu'il nous a accordée à l'occasion de la publication de ce travail.

Index bibliographique.

Biedermann, W.

1901. *Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen.* (Iena. Zeitschr. Naturw., vol. 36, 1901, p. 1-164.)

1902. *Über die Bedeutung von Kristallisationsprozessen bei der Bildung der Skelette wirbelloser Tiere, namentlich der Molluskenschalen.* (Zeitschr. allg. Physiol., vol. 1, 1902, p. 154-208.)

1911. *Physiologie der Stütz- und Skelettsubstanzen.* (In H. Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie, vol. 3, 1. Hälfte, Teil I, p. 319.)

Bøggild, O. B.

1930. *The shell structure of the mollusks.* (Kong. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter. Natur-vidensk. Math. afd., 9 Raekke, II, 1930, 2, p. 233-325.)

Bradley, D. E.

1954. *Evaporated carbon films for use in electron microscopy.* (Brit. Jl. Appl. Physics, vol. 5, 1954, p. 65 et p. 96.)

1955. *Quelques nouvelles techniques de répliques.* (C. R. Coll. CNRS : Les techniques récentes en microscopie électronique et corpusculaire, Toulouse, 4-8 avril 1955, p. 145.)

1960. *IX. Replica techniques in applied Electron microscopy.* (J. Royal Micr. Soc., vol. 79, Pt 2, 1960, p. 101-118.)

Bütschli, O.

1908. *Untersuchungen über organische Kalkgebilde, nebst Bemerkungen über organische Kieselgebilde, insbesondere über das spezifische Gewicht in Beziehung zu der Struktur, die chemische Zusammensetzung und Anderes.* (Abhandl. K. Gesellsch. Wiss., Göttingen, Math.-phys. Kl., (2), vol. 6, p. 1-175.)

Ehrenbaum, E.

1885. *Untersuchungen über die Struktur und Bildung der Schale der in der Kieler Bucht häufig vorkommenden Muscheln.* (Zeitschr. wissensch. Zool., vol. 41, 1885, p. 1-47.)

Grégoire, Ch.

1957. *Topography of the organic components in mother-of-pearl.* (J. Biophys. Biochem. Cytol., vol. 3, 1957, p. 797.)

1960. *Further studies on structure of the organic components in mother-of-pearl, especially in Pelecypods (Part I).* (Bull. Inst. royal Sc. natur. Belg., vol. 36, 1960, 22 p.)

1961. *Structure of the conchiolin cases of the prisms in Mytilus edulis Linné.* (J. Biophys. Biochem. Cytol., sous presse.)

Grégoire, Ch., Duchâteau, Gh. and Florkin, M.

1955. *La trame protidique des nacres et les perles.* (Ann. Inst. Océanogr., vol. 31, 1955, p. 1.)

Haas, Fr.

1935. *Die Prismenschicht.* (In H. G. Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd III, Mollusca, Abt. III, Teil I, Bivalvia [Muscheln], 1935, p. 209.)

Helmcke, J. G.

1955. *Elektronenmikroskopische Strukturuntersuchungen an gesunden und kranken Zähnen.* (Deutsche Zahnärtzliche Zeitschr., vol. 10, 1955, p. 1461-1478.)

Höhling, H. J. und Erwig, R.

1960. *Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen am kompakten, nicht vorbehandelten Zahnschmelz.* (Deutsche Zahnärtzl. Zeitschr., vol. 15, 1960, p. 1193.)

Karny, H.

1913. *Optische Untersuchungen zur Aufklärung der Struktur der Muschelschalen. I. Aviculidae. II. Unionidae.* (Sitzber. K. Akad. Wiss. zu Wien, Math.-Naturwiss. Kl., vol. 122, 1913, Abt. III, p. 207-259.)

Kelly, A.

1901. *Beitrag zur mineralogischen Kenntnis der Kalkausscheidungen im Tierreich.* (Iena, Zeitschr. Naturwiss., vol. 35, 1901, p. 429-494.)

LEYDOLT, F.

1856. *Über die Struktur und Zusammensetzung der prismatischen Kalkhaloides nebst einem Anhange über die Struktur der kalkigen Teile einiger wirbellosen Thiere.* Sitzber. K. Akad, Wiss. zu Wien, Math.-Naturwiss. Kl., vol. 19, 1856, p. 10-32.)

LIST, Th.

1902. *Die Mytiliden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte.* (In Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Monographie n° 27, 1902, 312 p., 22 pl.).

LUTTS, A., GRANDJEAN, J. et GRÉGOIRE, Ch.

X-ray diffraction patterns from the prisms of mollusk shells. (Arch. intern. Physiol. Bioch., vol. 68, 1960, pp. 829-831.)

MOYNIER DE VILLEPOIX, R.

1892. *Recherches sur la formation et l'accroissement de la coquille des mollusques.* (J. Anat. Physiol., vol. 28, 1892, p. 461-518 et 582-674.)

PFEFFERKORN, G.

1950. *Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Kalkspat und dessen Realkristalbau.* (Optik, vol. 7, 1950, pp. 208-216.)

PRENANT, M.

1926-1927. *Les formes minéralogiques du calcaire chez les êtres vivants et le problème de leur déterminisme.* (Biol. Rev., vol. 2, 1926-1927, p. 365.)

RANSON, G.

1952. *Les huîtres et le calcaire. Calcaire et substratum organique chez les mollusques et quelques invertébrés marins.* (C. R. Ac. Sc., vol. 234, 1952, p. 1485.)

RASSBACH, R.

1912a. *Beiträge zur Kenntnis der Schale und Schalenregeneration von Anodonta cellensis Schröt.* (Zeitschr. wiss. Zool., vol. 103, 1912, p. 363-448.)

1912b. *Zur Kenntnis der Schalenregeneration bei der Teichmuschel (Anodonta cellensis).* (Zool. Anz., vol. 39, 1912, p. 35.)

RÖMER, O.

1903. *Untersuchungen über den feineren Bau einiger Muschelschalen.* (Zeitschr. wiss. Zool., vol. 75, 1903, pp. 437-472.)

ROCHE, J., RANSON, G. et EYSSERIC-LAFON, M.

1951. *Sur la composition des scléroprotéines des coquilles des mollusques (conchiolines).* (C. R. Soc. Biol., vol. 145, 1951, p. 1474.)

ROSE, G.

1858. *Über die heteromorphen Zustände der kohlensauren Kalkerde. II. Vorkommen des Aragonites und Kalkspaths in der organischen Natur.* (Abhandl. Akad. Wiss. Berlin, 1858, p. 63.)

RUBBEL, A.

1911. *Über Perlen und Perlbildung bei Margaritana margaritifera nebst Beiträgen zur Kenntnis ihrer Schalenstruktur.* (Zool. Jahrb., Abt. Anat., vol. 32, 1911, p. 287 366.)

SCHMIDT, W. J.

1921a. *Einige Ergebnisse einer Untersuchung über den kristallographischen Charakter der Prismen in den Muschelschalen.* (Biol. Zentralbl., vol. 41, 1921, p. 135.)

1921b. *Über den kristallographischen Charakter der Prismen in den Muschelschalen.* (Zeitschr. allg. Physiol., vol. 19, 1921, pp. 191-229.)

1923. *Bau und Bildung der Perlmuttermasse.* (Zool. Jahrb., Anat. Abt., vol. 45, 1923, pp. 1-148.)

1924. *Die Bausteine des Tierkörpers in polarisiertem Licht.* (Bonn, 1924, Verlag F. COHEN.)

1924-1925. *Bau und Bildung der Prismen in den Muschelschalen. Eine Anleitung zu ihrer Untersuchung.* (Mikrokosmos, vol. 18, 1924-1925, p. 49, p. 73.)

1931. *Über die Prismenschicht der Schale von Ostrea edulis L.* (Zeitschr. Morphol. Ökol. der Tiere, Abteilung Anat., vol. 21, 1931, pp. 789-805.)

1932a. *Bedeutung und Herstellung kollagenfreier Knochenschliffe.* (Zeitschr. Mikrosk. vol. 49, 1932, p. 417.)
1932b. *Studien über Pinnaperlen I. Mitteilung : Über Prismenperlen von Pinna nobilis.* (Zeitsch. Morphol. Ökol. Tiere, Abt. A, Bd 25, 1932, pp. 235-277.)
1932c. *Studien über Pinnaperlen. II. Mitteilung : Über echte und gefälschte Prismaperlen von Pinna nigra.* (Zeitschr. Morphol. Ökol. Tiere, Abt. A, Bd 25, 1932, pp. 278-287.)

STOLKOWSKI, J.
1951. *Essais sur le déterminisme des formations minéralogiques du calcaire chez les êtres vivants (calcaires coquilliers).* (Ann. Inst. océanogr., vol. 26, 1951, pp. 1-113.)

TANAKA, Sh., HATANO, H. and ITASAKA, O.
1960. *Biochemical studies on pearl. IX. Amino acid composition of conchiolin in pearl and shell.* (Bull. Chem. Soc. Japan, vol. 33, 1960, pp. 543-545.)

TSUJII, T.
1960. *Studies on the mechanism of shell- and pearl-formation in Mollusca.* (J. Fac. Fisheries Prefect. Univ. of Mie, vol. 5, 1960, p. 1-70.)

TSUJII, T., SHARP, D., GORDON and WILBUR, K. M.
1958. *Studies on shell formation. VII. The submicroscopic structure of the shell of the Oyster Crassostrea virginica.* (J. Biophys. Biochem. Cytol., vol. 4, 1958, p. 275.)

TULLBERG, T.
1882. *Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers und der Molluskenschalen.* (Kongl. Svenska Vetenskaps.-Akad. Handlingar, vol. 19, n° 3, 1 882, pp. 1-57.)

VON EBNER, V.
1885. *Die Lösungsflächen des Kalkspathes und des Aragonites. II. Die Ätzfiguren des Kalkspathes. III. Die Lösungsflächen des Aragonites.* (Sitzber. K. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturwiss. Kl., vol. 91, Abt. II, 1885, pp. 760-835.)

VON NATHUSIUS-KÖNIGSBORN, W.
1877. *Untersuchungen über nicht-celluläre Organismen, namentlich Crustaceenpanzer, Molluskenschalen und Eihüllen.* (Berlin, 1877, cité d'après SCHMIDT, W. J, 1923-1924.)

WADA, K.
1956-1957. *Electron-microscopic observations on the shell structures of pearl oyster (Pinctada martensii). I. Observations of the calcite crystals in prismatic layers.* (Bull. Natl. Pearl Res. Lab., vol. 1, 1956, p. 1.)
1957. *III. On the laminary structures of shells.* (Bull. Natl Pearl Res. Lab., vol. 2, 1957, p. 86.)

WATABE, N., SHARP, D. GORDON and WILBUR, K. M.
1958. *Studies on shell formation. VIII. Electron microscopy of crystal growth in the nacreous layer of the oyster Crassostrea virginica.* (J. Biophys. Biochem. Cytol., vol. 4, 1958, pp. 281-286.)

WATABE, N. and WADA, K.
1956. *On the shell structures of japanese pearl oyster, Pinctada martensii Dunker. 1. Prismatic layer.* (Rep. Fac. Fisheries, Pref. Univ. Mie, vol. 2, 1956, p. 227.)

WETZEL, G.
1900. *Die organischen Substanzen der Schalen von Mytilus und Pinna.* (Zeitschr. physiol. Chem., vol. 29, 1900, pp. 386-410.)

BIOCHIMIE, INSTITUT LÉON FREDERICQ, UNIVERSITÉ DE LIÈGE
ET CENTRE NATIONAL DE RECHERCHES MÉTALLURGIQUES,
VAL-BENOÎT, LIÈGE.

LEGENDES DES FIGURES.

1. Prismes spontanément dissociés (prismes roses d'*Atrina nigra* (fig. 1, 2, 3, 5, 12, 14, 15, 16, 18), groupes de prismes détachés par percussion (prismes bruns d'*Atrina nigra*, prismes d'autres espèces) (fig. 4, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 17) en suspension dans l'eau bidistillée entre lame et lamelle, photographiés au microscope à contraste de phase (Wild M/10) au cours de la décalcification par l'acide chlorhydrique à 3 p. cent, ou par les agents de chélation (Sequestrene NA2 et Titriplex III à saturation).

2. *Micrographies électroniques.* — Fourreaux de prismes décalcifiés, broyés, dissociés par les ultrasons (durée de l'irradiation indiquée entre parenthèses). Suspensions dans l'eau distillée sédimentées sur films de formvar. Ombrage au palladium (angle : 10-25°). Epreuves négatives (fig. 19, 20, 21, 47).

3. *Micrographies électroniques.* — Répliques métalliques positives (carbone), ombrées au palladium, de surfaces internes marginales de coquilles, au niveau de la zone de croissance des prismes (fig. 22, 23, 24, 45, 46), et, dans cette zone, au niveau des dépôts de nacre de dernière formation (cristaux d'aragonite formant les lamelles élémentaires), dispersés à la surface des prismes (fig. 25, 26, 27). Epreuves négatives.

4. *Micrographies électroniques.* — Répliques positives, ombrées au palladium, de surfaces polies de la région prismatique intéressant les prismes parallèlement (fig. 28, 30, 31, 32, 34, 35) et perpendiculairement à leur grand axe géométrique (fig. 29, 33, 36, 37, 38). Toutes les préparations (sauf fig. 28 et 35) ont été, avant confection de la réplique. corrodées par l'acide chlorhydrique ou par les agents de chélation. (Durée de la corrosion indiquée entre parenthèses.) Epreuves négatives, sauf fig. 28.

5. *Micrographies électroniques.* — Répliques métalliques positives, ombrées au palladium, de surfaces de fracture intéressant la région des prismes (fig. 39, 40, 41, 43). Epreuves négatives.

Planche I.

Fig. 1, 2 et 3. — *Atrina nigra.* Trois étapes de la décalcification par l'acide chlorhydrique à 3 p. cent d'un prisme rose isolé.

Fig. 1 : Début de corrosion (3 sec.) : la striation transversale augmente de contraste. Le fourreau n'est pas encore visible (× 300). Fig. 2 : Stade plus avancé (30 sec.). Le prisme minéral, corrodé sur tout son pourtour, apparaît comme un cône lisse effilé. La striation transversale n'est pas visible dans le fourreau contracté et plissé (× 300). Fig. 3 : Le même prisme décalcifié (5 min.) (× 300).

Fig. 4. — *Pinna nobilis.* Groupe de prismes polis transversalement en lame mince, placée entre porte-objet et couvre-objet, et décalcifiée par le sequestrene. La décalcification débute sur le pourtour des polygones, à l'intérieur du fourreau, où les bulles de gaz empruntent la forme des polygones avant de s'échapper (zones obscures, partie inférieure de la figure). A la partie supérieure de la figure se voient les fourreaux complètement décalcifiés (× 300).

Fig. 5. — *Atrina nigra.* Prisme rose isolé, décalcifié par l'acide chlorhydrique à 3 p. cent. Les granulations parsemant le fourreau correspondent aux images observées au microscope électronique représentées fig. 18 (× 600).

Fig. 6. — *Atrina nigra*. Prismes bruns, conservés dans l'acide chlorhydrique à 3 p. cent pendant 9 jours, immergés après lavage dans le tetroxyde d'osmium à 2 p. cent (11 heures) et irradiés par les ultrasons (35 min.). La figure montre des volets rectangulaires déployés, provenant, soit d'un même fourreau, soit de fourreaux voisins. Dans ce dernier cas, la striation transversale coïncide dans les prismes voisins. La rupture des fourreaux s'est effectuée au hasard ou au niveau des arêtes longitudinales et des stries transversales (× 800).

Fig. 7. — *Pinctada (Pteria) margaritifera* (grande huître perlière). Prismes conservés dans l'acide chlorhydrique à 3 p. cent renouvelé, pendant 7 jours. L'irradiation prolongée par les ultrasons (60 min) n'a pas provoqué de dissociation des fourreaux. Malgré la décalcification prolongée, la striation transversale des parois des fourreaux reste distincte (× 140).

Planche II.

Fig. 8 et 9. — *Atrina nigra*. Groupe de prismes (calcitiques) bruns agglomérés, décalcifiés entre lame et lamelle par l'acide chlorhydrique à 3 p. cent, remplacé après 4 min. par de l'eau distillée. Les colonnettes minérales corrodées sont arrondies à leur extrémité. La striation transversale est visible dans les segments de fourreaux vidés, rigides (× 300).

Fig. 10. — *Margaritana margaritifera*. Groupe de prismes (aragonitiques) agglomérés, en voie de décalcification entre lame et lamelle (sequestrene). La striation transversale des fourreaux rigides est visible dans les zones déjà décalcifiées (× 300).

Fig. 11. — *Pinctada (Pteria) margaritifera*. Prismes décalcifiés par le titriplex, immergés après lavage dans le tetroxyde d'osmium à 2 p. cent (24 h). Une double striation, transversale et longitudinale (cette dernière peu distincte) est visible. Les variations dans le dessin de cette striation transversale coïncident dans les prismes voisins. Des groupes de stries linéaires alternent à distance irrégulière avec des bandes beaucoup plus larges (voir discussion) (× 800).

Fig. 12. — *Pinctada (Pteria) margaritifera*. Prisme isolé, décalcifié par le titriplex (3 min.). Les stries transversales très rapprochées visibles sur la colonnette minérale indiquent un empilement de disques très minces. Aucune striation transversale n'apparaît dans le fourreau (× 600).

Fig. 13. — *Mytilus edulis*. Poussière violette obtenue par limage de la couche des prismes, décalcifiée par le titriplex. Groupe de fourreaux tubulaires des prismes aciculaires décalcifiés. La comparaison des fig. 13 et 11 (même échelle) montre les différences considérables de dimensions entre les prismes de *Mytilus* et ceux de *Pinctada* (× 800).

Planche III.

Fig. 14, 15 et 16. — *Atrina nigra*. Prismes roses isolés, en voie de décalcification (sequestrene).

Fig. 14 : (80 min.). Des encoches transversales circulaires, de profondeur variable, entament deux prismes, amorçant la scission des colonnettes minérales illustrée fig. 16. Fig. 15 : (30 min.). Deux systèmes de stries, transversales et longitudinales, sont mises en évidence par la corrosion. Fig. 16 : (60 min.). Même préparation que fig. 15. Stade

plus avancé de la décalcification. Les prismes se scindent en segments lenticulaires, composés chacun d'un nombre variable de disques superposés. Trois stries (extrémité supérieure de la figure, centre) sont visibles au niveau d'une portion encore rigide d'un fourreau. Dans les autres régions des fourreaux, le gonflement et le plissement des parois masquent la striation (× 300).

Fig. 17. — *Anodonta cygnaea*. Groupe de prismes (aragonitiques) décalcifiés (titriplex). Les stries transversales, courbes, apparaissent distinctement dans les deux préparations. La striation longitudinale est peu visible. Les extrémités cunéiformes (disposées en bouquets) de plusieurs prismes apparaissent à la partie inférieure de la fig. de droite (× 300).

Fig. 18. — *Atrina nigra*. Prisme rose isolé, en voie de décalcification (sequestrene : 14 h.), monté sur film de formvar (solution à 0.07 p. cent dans le dichloréthane). Cf. fig. 5. Le calcaire corrodé apparaît sous forme d'un réseau de travées d'épaisseur très variable. Le même réseau ininterrompu a été enregistré dans toute la préparation, ce qui semble indiquer l'absence de compartiments cloisonnés par des membranes organiques (× 7.500).

Planche IV.

Fig. 19. — *Vulsella vulsella*. Poussière de prismes (calcitiques) obtenue par limage, dépourvue d'aragonite (contrôle par la diffraction par les rayons X), décalcifiée (titriplex), irradiée par les ultrasons (16 min.) jusqu'à apparition de moires bleuâtres dans le liquide de suspension. La figure montre le matériel dissocié en fibrilles. Les structures opaques (en blanc) sont, soit des fragments de fourreaux incomplètement désintégrés enrobant par endroits les fibrilles, soit des particules minérales non encore dissoutes (× 16.500).

Fig. 20. — *Unio rectus*. Poussière de prismes (aragonitiques) obtenue par limage, décalcifiée (titriplex) et irradiée par les ultrasons (10 min.). Des fibrilles, parfois groupées en faisceaux, partiellement enrobées dans un matériel opaque (fragments de fourreaux ou particules minérales), sont sédimentées sur le film de support (× 16.500).

Fig. 21. — *Ostrea edulis*. Fragment de la couche des prismes (calcitiques) décalcifié (titriplex) et irradié par les ultrasons (40 min.). La figure montre des fragments de fourreaux désintégrés en faisceaux de fibrilles et en fibrilles isolées (× 10.500).

Planche V.

Fig. 22. — *Margaritana margaritifera*. Région marginale de la face interne d'une des valves de la coquille. Zone de croissance des prismes. La surface naturelle d'un prisme apparaît constituée de germes cristallins arrondis, disposés sans orientation (aspect en plage de galets), encerclés et séparés les uns des autres par des pellicules (filaments blancs sur la figure). Ces pellicules correspondent probablement à du produit de sécrétion organique (conchioline) qui enrobe originellement les ébauches des microcristaux. Le cordon sinueux bombé qui traverse obliquement la figure est une portion de fourreau séparant deux prismes voisins. Des microcristaux arrondis sont dispersés à la surface de ce fourreau (× 10.500).

Fig 23 et 24. — *Ostrea edulis*. Région marginale de la face interne de la valve plate de la coquille, à la limite des prismes et du calcitostracum.

Fig. 23 : Corrosion par le sequestrene (7 min.). Des membranes organiques feuilletées enrobent des microcristaux arrondis de calcite déposés à la surface des polygones des prismes. Protégés par la substance organique, ces microcristaux ont échappé à la décalcification (× 16.500). Fig. 24 : La surface non corrodée d'un prisme montre l'affleurement de rangées parallèles de lamelles calcitiques imbriquées obliquement les unes sur les autres et recouvertes partiellement par des lambeaux de membranes organiques. Le fourreau limitant le polygone cristallin apparaît à l'extrémité inférieure droite de la figure (× 7.000).

Fig. 25. — *Anodontites trapezialis*. Région marginale de la face interne d'une des valves de la coquille. Limite de la zone des prismes et de la nacre. Corrosion par le titriplex (9 min.). Un grand cristal tabulaire d'aragonite, caractéristique de la nacre (Perlmutterblättchen), est déposé sur de nombreux germes cristallins arrondis. Ces germes édifient une nouvelle couche minérale à la surface du prisme. Le matériel filamenteux (en blanc sur la figure) qui sertit les cristaux correspond probablement à la conchioline au sein de laquelle les cristaux se sont formés (× 10.000).

Fig. 26. — *Vulsella vulsella*. Surface interne de la coquille, à la limite de la nacre et des prismes. Environ 12 germes cristallins arrondis surmontent les germes plus petits couvrant la surface d'un prisme dans la zone de croissance (aspect en plage de galets) (× 10.500).

Planche VI.

Fig. 27. — *Margaritana margaritifera*. Surface interne de la coquille, à la limite de la nacre et des prismes. Corrosion par le titriplex (12 min.). Un semis de microcristaux recouvre la surface libre d'un fourreau (× 9.000).

Fig. 28. — *Atrina nigra*. — Prismes polis parallèlement à leur grand axe géométrique, non corrodés. La figure montre un fourreau en section longitudinale, sous forme d'une bande finement granuleuse, entourée vers le haut et vers le bas de matériel minéral. Les stries produites par les abrasifs utilisés pour le polissage, rayent la calcite, mais n'entament pas le matériel organique du fourreau.
Epreuve photographique positive (Ombres blanches dirigées vers le haut) (× 12.000).

Fig. 29. — *Pinna nigra*. Prismes polis perpendiculairement à leur grand axe. Corrosion par le sequestrene (10 min.). La crête centrale du fourreau, libérée par la corrosion et affaissée vers la droite, projette une ombre sur la bande granuleuse sous-jacente. Les fourreaux des prismes polis parallèlement à leur grand axe montrent la même structure. La calcite polie et corrodée montre des crêtes et des dépressions parallèles alternantes (× 14.000).

Fig. 30. — *Atrina nigra*. Prisme poli parallèlement à son grand axe. Corrosion par le sequestrene (10 min.). On voit deux systèmes, intriqués et indépendants, de figures de corrosion de la calcite (voir le texte, p. 10) : 1. des bandes parallèles de matériel faiblement corrodé alternent avec des ornières anfractueuses. Ces structures correspondent aux stries de croissance; 2. des rangées de triangles, gravés sur les bandes tabulaires, et délimités par le croisement sous un angle de 55° ± 2° de deux groupes d'arêtes parallèles qui traversent le premier système de figures de corrosion et sont indépendantes de celui-ci. Le matériel visible dans ce champ microscopique est exclusivement minéral : on n'y décèle aucune trace de membrane (× 20.000).

Planche VII.

Fig. 31. — *Atrina nigra*. Prisme poli parallèlement à son grand axe, Corrosion par le sequestrene (10 min.). Dans cette préparation, le plan de polissage traverse le prisme tangentiellement à la surface interne de l'un des volets du fourreau, encore recouvert d'une mince couche de calcite. Après corrosion, des bandes minérales parallèles, de largeur variable, alternent avec des régions où la calcite a disparu, et où la surface interne de la facette du fourreau a été mise à nu. Sur cette surface, on distingue d'assez nombreuses fibrilles, qui paraissent enrobées partiellement dans le fourreau sous-jacent (× 10.000).

Fig. 32. — *Anodontites trapezialis*. Prismes polis parallèlement à leur grand axe. Corrosion par le titriplex (7 min.). Extrémité cunéiforme d'un fourreau, où les parois, formant des bourrelets arrondis, se rejoignent en pointe. Les bandes planes surmontant ces bourrelets coïncident avec le plan de polissage et se prolongent en une crête effilée. Dans le matériel calcitique fortement corrodé, il n'est pas possible de distinguer les éléments organiques des structures minérales réduites à l'état de minces lamelles, ou des pellicules métalliques, artefacts de réplication (voir discussion) (× 6.000).

Fig. 33. — *Pinna nigra*. Prismes polis perpendiculairement à leur grand axe, corrodés par le sequestrene (10 min.). Fourreaux de conchioline au point d'intersection de trois prismes. La crête centrale (en blanc sur la figure) entourée de deux bandes de matière organique finement granuleuse, inclinée, projette son ombre vers le bas. Les figures de corrosion du calcaire se présentent sous l'aspect de crêtes parallèles alternant avec des dépressions linéaires (× 6.000).

Fig. 34. — *Anodontites trapezialis*. Prismes polis parallèlement à leur grand axe. Corrosion par le titriplex (7 min.). Zone limite entre les prismes et la nacre, intéressant partiellement deux prismes en section longitudinale et des lamelles de nacre en section transversale. L'extrémité du fourreau séparant les deux prismes apparaît sous l'aspect d'un pied foulant les lamelles de nacre. Sous le talon du pied, on distingue, partiellement masqué, un prolongement du fourreau enfoncé dans la nacre. Sur les cristaux d'aragonite constituant les lamelles de nacre, sectionnés transversalement, se voient des dentelles de conchioline de nacre, sous l'aspect de membranes granuleuses (× 9.000).

Fig. 35. — A droite : *Atrina nigra*. Prismes polis parallèlement à leur grand axe, immergés dans une solution de trypsine pendant 24 heures à 37°. De très nombreuses sphères de dimensions variées sont dispersées à la surface d'un fourreau à droite de la figure. La surface minérale, non modifiée, apparaît à la partie inférieure gauche de la figure. Epreuve positive : les ombres blanches coniques des sphères se projettent vers le haut (× 19.000).

A gauche : *Pinna nobilis*. Prismes polis parallèlement à leur grand axe, immergés dans une solution de trypsine pendant 24 heures à 37°. Des sphères de diamètre variable, certaines très volumineuses, sont dispersées à la surface, fortement corrodée, du fourreau (× 24.000).

Planche VIII.

Fig. 36 et 38. — *Ostrea edulis*. Prismes polis transversalement et un peu obliquement à leur grand axe. Corrosion par le titriplex (fig. 36 : 2 min.; fig. 38 : 30 sec.). La corrosion révèle une orientation distincte du matériel minéral à l'intérieur des prismes. Des lamelles arrondies, disposées en rangées parallèles, sont imbriquées à la manière des ardoises d'un toit. Des lambeaux de membranes coiffent les crêtes des lamelles, et sont abondantes à la limite du prisme et de son fourreau (fig. 36). Les particules lenticulaires

dispersées sur les flancs des lamelles et à la surface concave du fourreau (fig. 36, à droite) ressemblent aux germes cristallins des surfaces de croissance. La nature de ces corpuscules n'est pas déterminée. On les rencontre dans les répliques de matériels tout différents (p. ex. écailles siliceuses d'algues, voir Bradley, 1956). Dans le présent matériel, ces éléments lenticulaires pourraient correspondre à des germes de cristaux développés par recristallisation du matériel minéral dissous, incomplètement éliminé lors du lavage, après action de l'agent de chélation. Dans ce cas, les particules lenticulaires seraient des artefacts (× 16.500) (fig. 36); (× 10.000) (fig. 38).

Fig. 37. — *Metaptera laevissima*. Prismes (aragonitiques) polis transversalement à leur grand axe, corrodés par le titriplex (80 sec.). Fourreaux granuleux au point de jonction de quatre polygones de prismes. Les figures de corrosion du matériel minéral se présentent sous forme de nodules arrondis, isolés ou coalescents. Ces nodules ressemblent aux germes cristallins dispersés sur les zones de croissance des prismes (× 10.000).

Planche IX.

Fig. 39 et 40. — *Atrina nigra*. Surfaces de fracture des prismes produite parallèlement à leur grand axe.

Fig. 39 : préparation non corrodée. Fig. 40 : corrosion par le titriplex (13 min.) Les plans de fracture révèlent la disposition de la substance minérale en lamelles divergeant vers le haut (fig. 39) ou vers le bas (fig. 40), à partir d'un axe qui peut être excentrique, à l'intérieur du prisme (feathery arrangement : voir Bøggild, 1930). Dans la préparation corrodée (fig. 40), des membranes (en blanc sur la figure) séparent les lamelles minérales et paraissent les envelopper à certains endroits (fig. 40, à droite). La nature de ces structures membraneuses est examinée dans la discussion (× 3.000) (fig. 39); (× 6.000) (fig. 40).

Fig. 41. — *Atrina nigra*. Plan de fracture parallèle au grand axe d'un prisme (présenté horizontalement, dans la fig. 41). La surface de fracture, corrodée par le titriplex (13 min.), est constituée de nodules mamillaires de dimensions variables, isolés ou coalescents, encerclés de matériel filamenteux. Ces nodules ressemblent aux germes cristallins des surfaces de croissance des prismes. Parmi ces nodules, certains éléments, relativement volumineux, sont alignés en quatre rangées parallèles, perpendiculairement au grand axe du prisme. Ces rangées rencontrent à angle droit une autre rangée de nodules, également volumineux, alignés dans le sens du grand axe du prisme. Les espaces délimités par ces rangées sont remplis de nodules dispersés sans aucune orientation. A la partie inférieure de la figure, on distingue une portion de fourreau sous forme d'une bande de matériel relativement lisse, surmontée de nombreux débris de filaments (× 6.000).

Fig. 42. — *Anodonta cygnaea*. Prisme (aragonitique) poli parallèlement à son grand axe. Corrosion intense par le sequestrene (15 min.). Parmi les figures de corrosion, il est difficile de déterminer la nature des structures tordues et plissées : ces formations pourraient correspondre, soit à du matériel minéral réduit par la corrosion en lames minces (cf. fig. 18), soit à des membranes métalliques (artefact de réplication), soit à des membranes organiques intraprismatiques et intercristallines (voir discussion) (× 23.500).

Fig. 43. — *Margaritana margaritifera*. Prismes (aragonitiques) fracturés parallèlement à leur grand axe. Dans le prisme central, la fracture a démasqué des nodules arrondis, ressemblant à des ébauches cristallines volumineuses, et répartis en petits groupes séparés par des membranes qui paraissent leur constituer des logettes. L'absence de ces structures au niveau des plans de fracture des prismes voisins, à droite et à gauche du prisme central, paraît exclure l'éventualité d'un artefact de préparation (× 6.000).

Planche X.

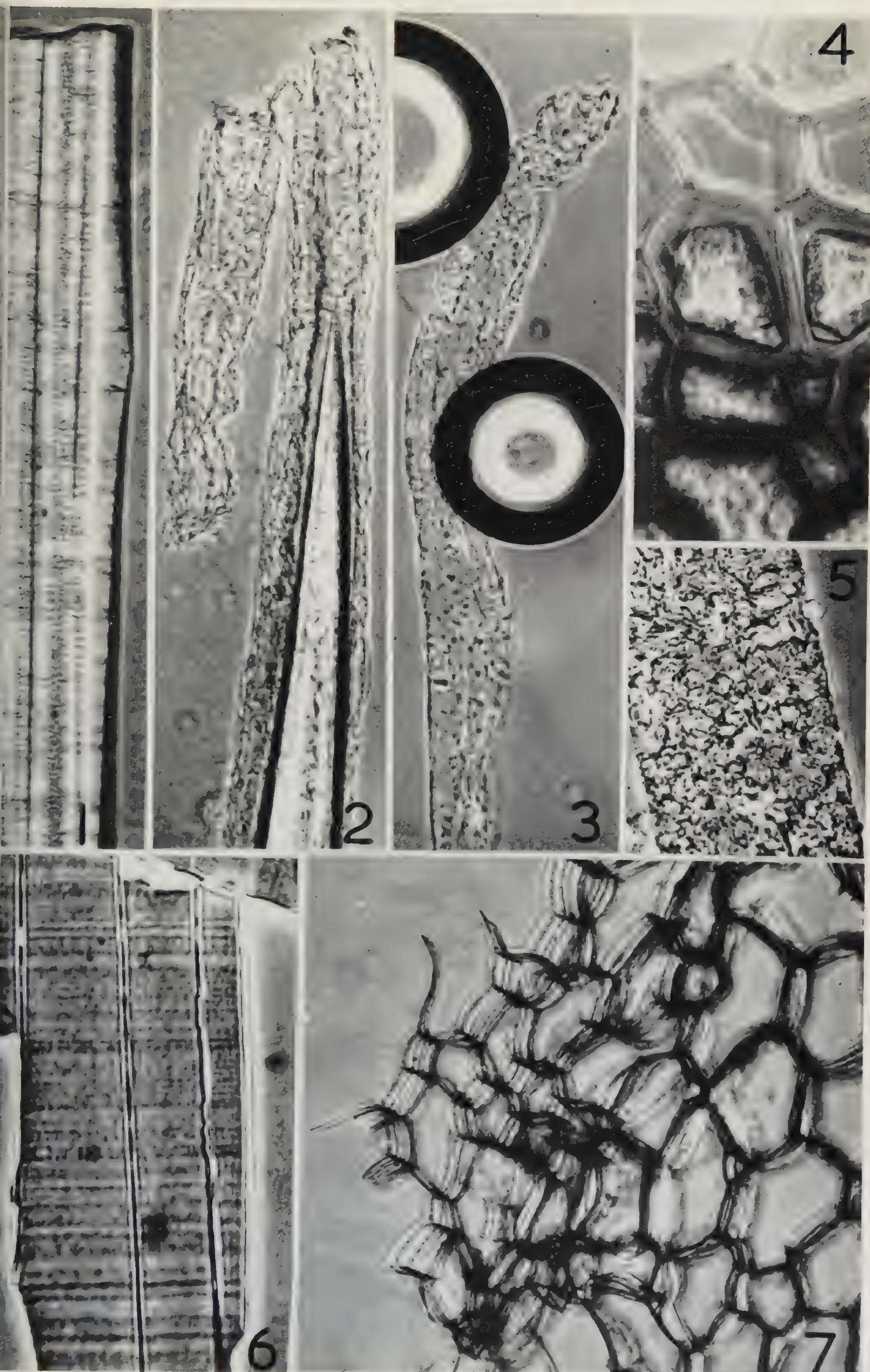
Fig. 44. — *Atrina nigra*. Prisme (calcitique) fracturé parallèlement à son grand axe (sur la figure : dirigé de bas en haut et obliquant vers la gauche). Corrosion par le titriplex (13 min.). Le plan de fracture a entamé le prisme tangentiellement à la surface interne de l'un des volets du fourreau, recouverte d'une très mince couche de calcite, éliminée par la corrosion. Environ huit crêtes aiguës parallèles, transversales, auxquelles sont attachées des débris de membranes, alternent avec des zones relativement planes, parsemées de granulations sphériques. Ces zones correspondent à la surface interne du fourreau mise à nu après dissolution de la couche calcaire par le titriplex (× 9.000).

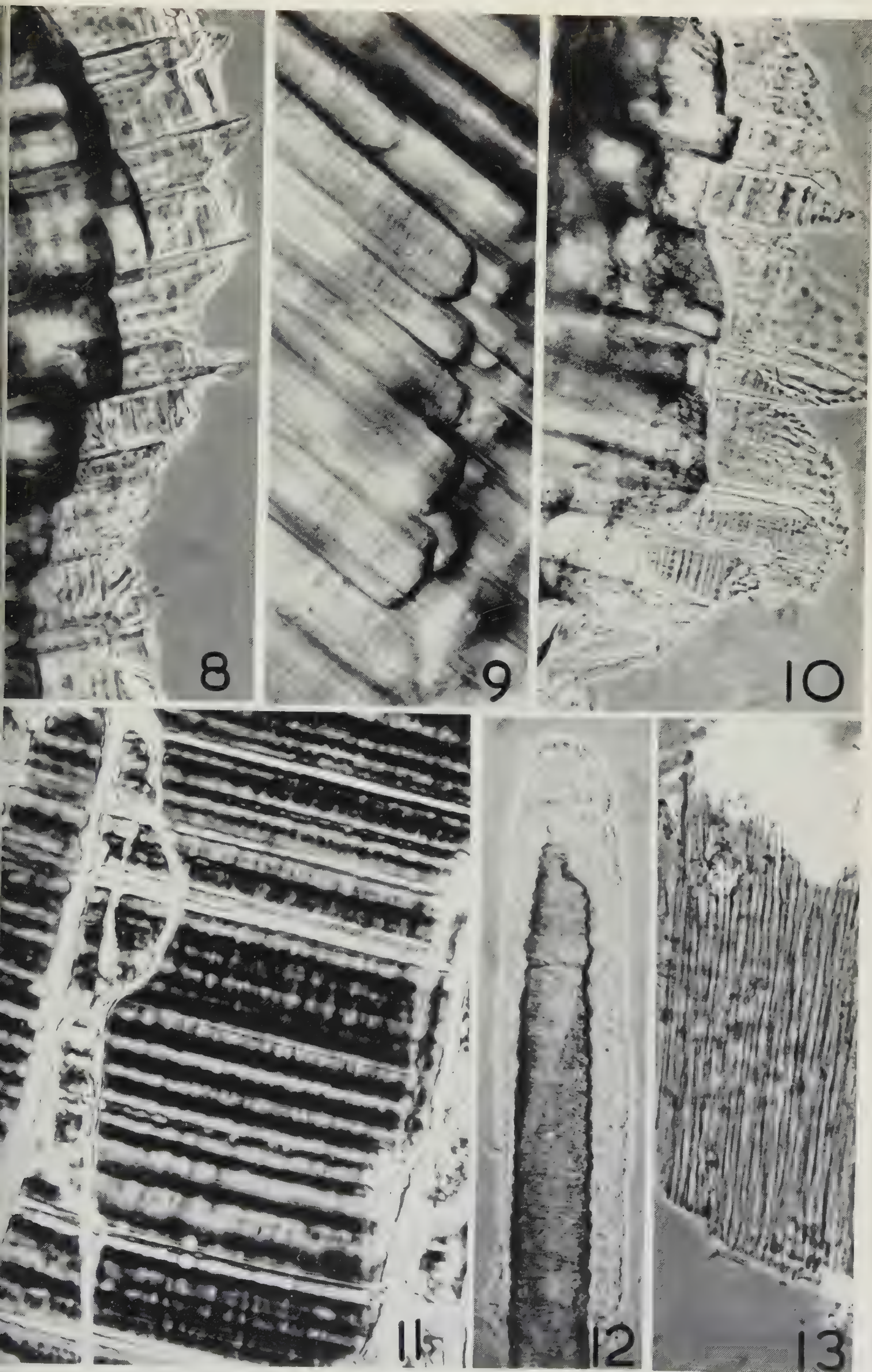
Fig. 45 et 46. — *Mytilus edulis*. Région marginale interne d'une des valves de la coquille, zone d'affleurement des prismes. Corrosion par le titriplex (30 sec.). Les extrémités libres des prismes aciculaires correspondent aux surfaces cristallines et se présentent sous forme de pyramides tronquées, de section pentagonale (fig. 45) dont les arêtes sont parallèles dans tous les prismes. Dans la zone illustrée fig. 46, les prismes sont disposés très régulièrement suivant deux directions perpendiculaires. Les filaments (en blanc sur l'épreuve négative) entourant les prismes sont, soit des fragments de fourreaux libérés par la corrosion, soit des artefacts de réplication (voir discussion) (× 9.000) (fig. 45); (× 6.000) (fig. 46).

Fig. 47. — *Mytilus edulis*. Poussière de prismes obtenue par limage, décalcifiée (titriplex), et irradiée par le ultrasons (20 min.) Un groupe de fourreaux tubulaires, sédimentés sur le film de support, apparaissent constitués de membranes granuleuses dont la structure est analogue ou identique à celle qui caractérise la conchioline de nacre de *Mytilus* et des *Mytilidae*. (× 23.000).

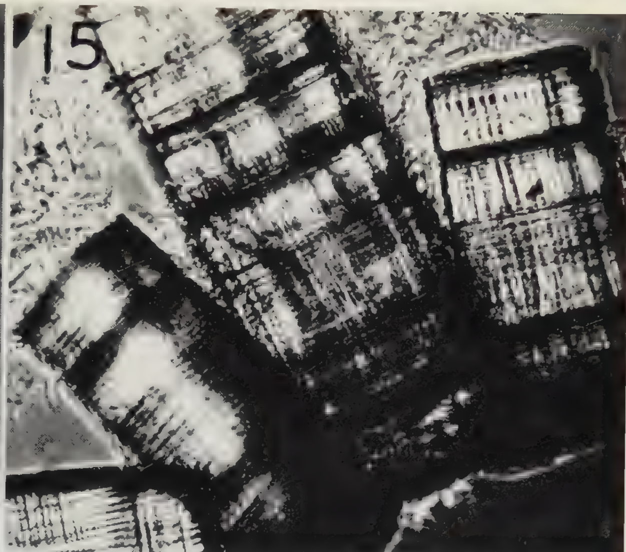
Travail déposé le 24 novembre 1960.

Ad. Goemaere, Imprimeur du Roi, 21 rue de la Limite, Bruxelles-3


1
2
3
4
5
6
7

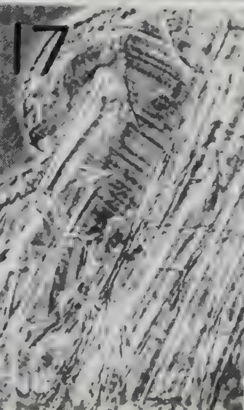

8
9
10
11
12
13

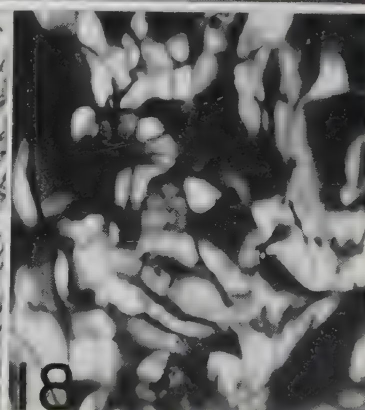

4


15

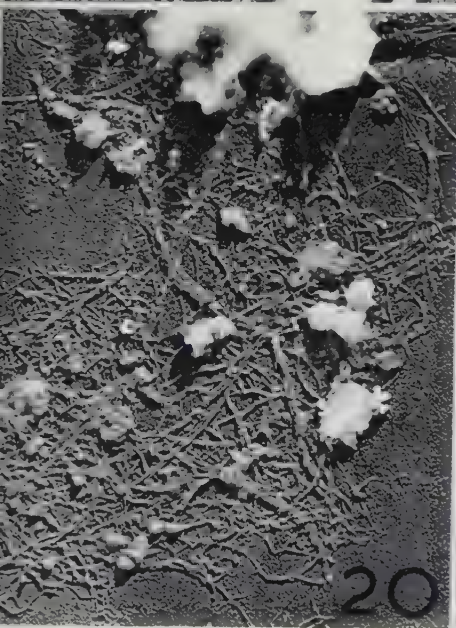

16

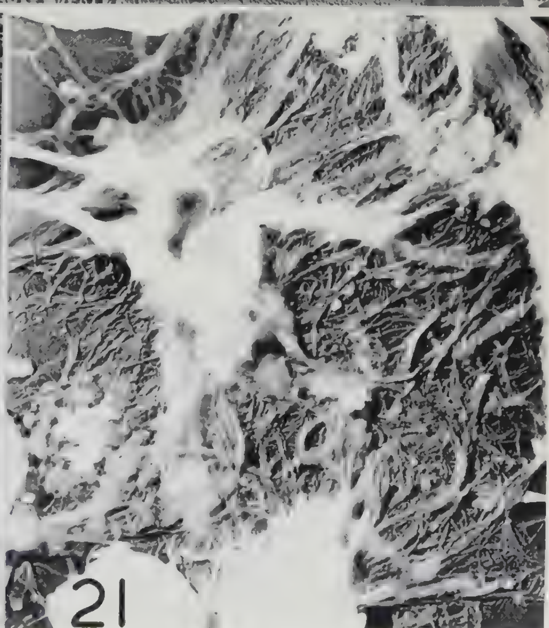

17

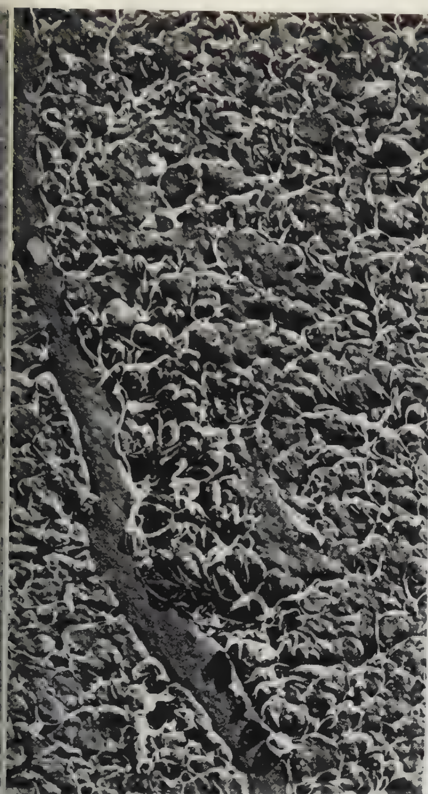

17

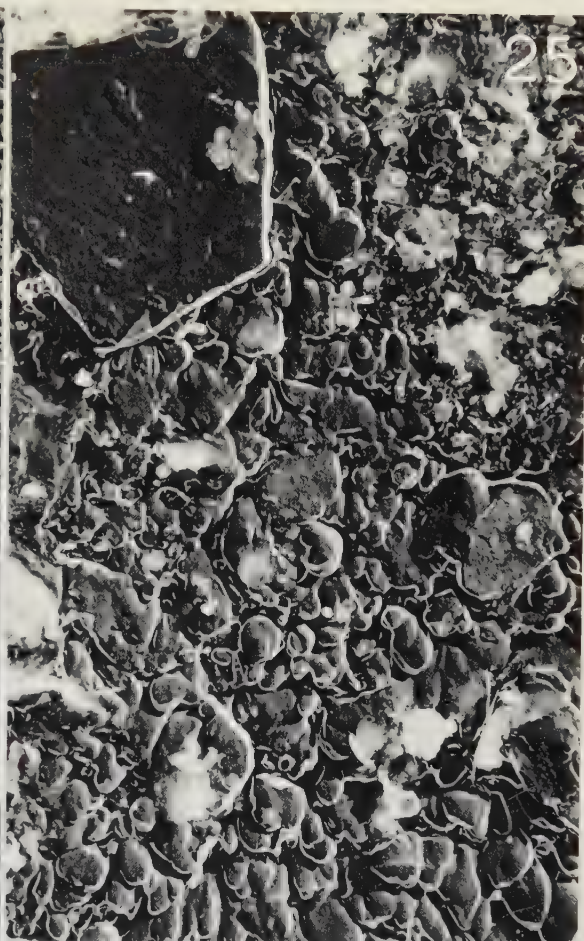

18

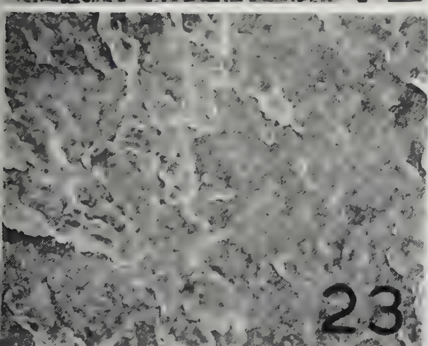
19

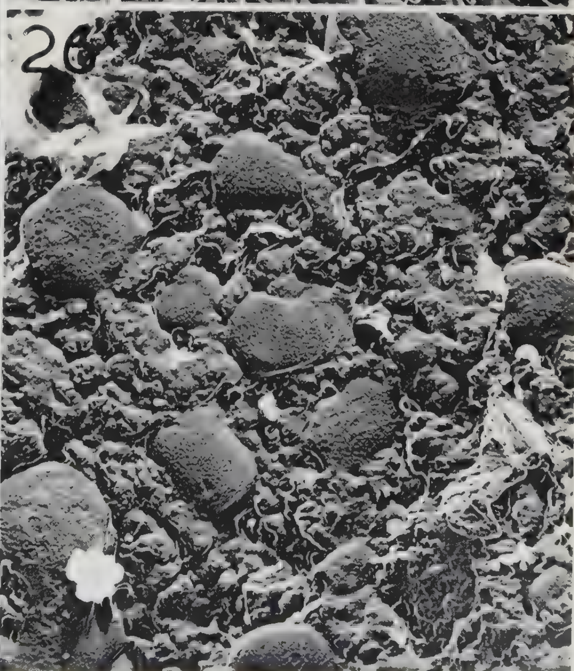


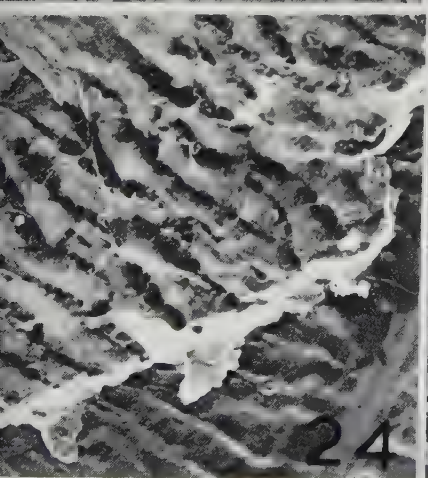





25

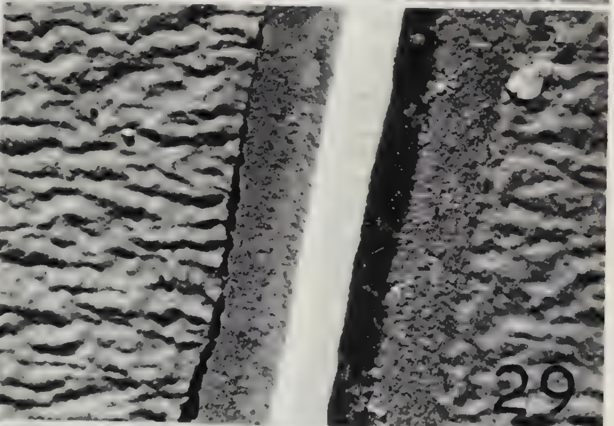

23

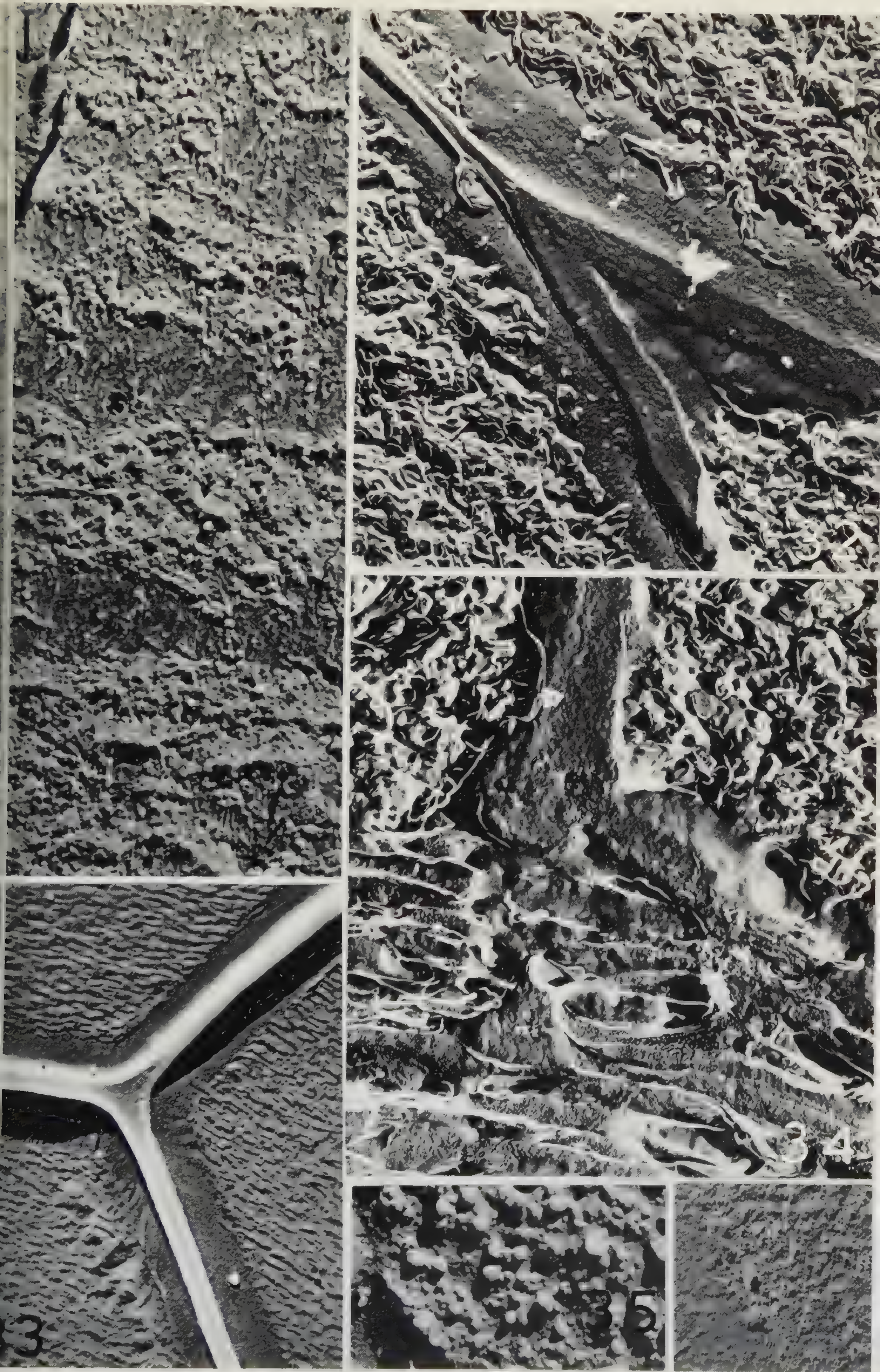

26


24

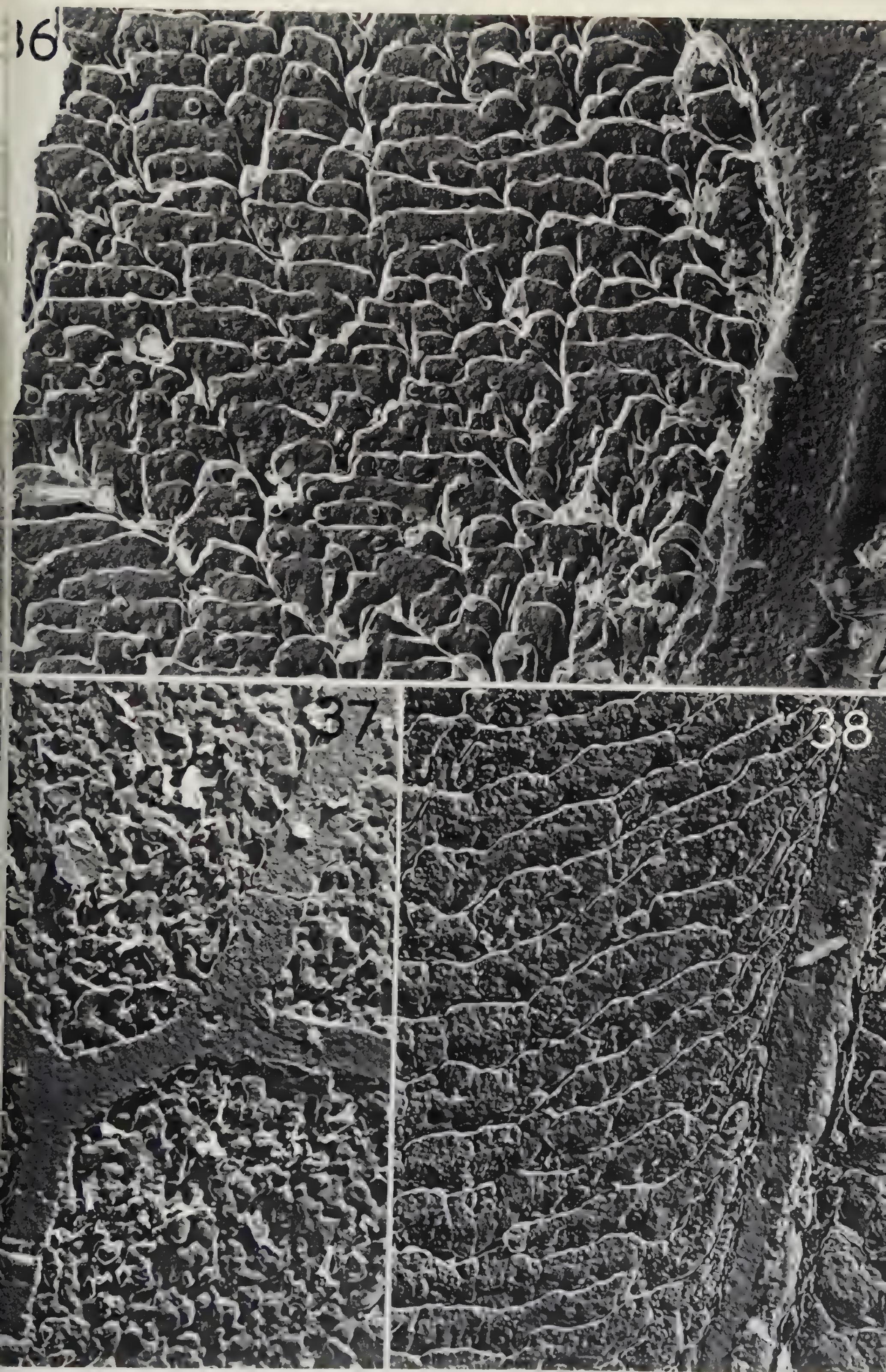

27


28

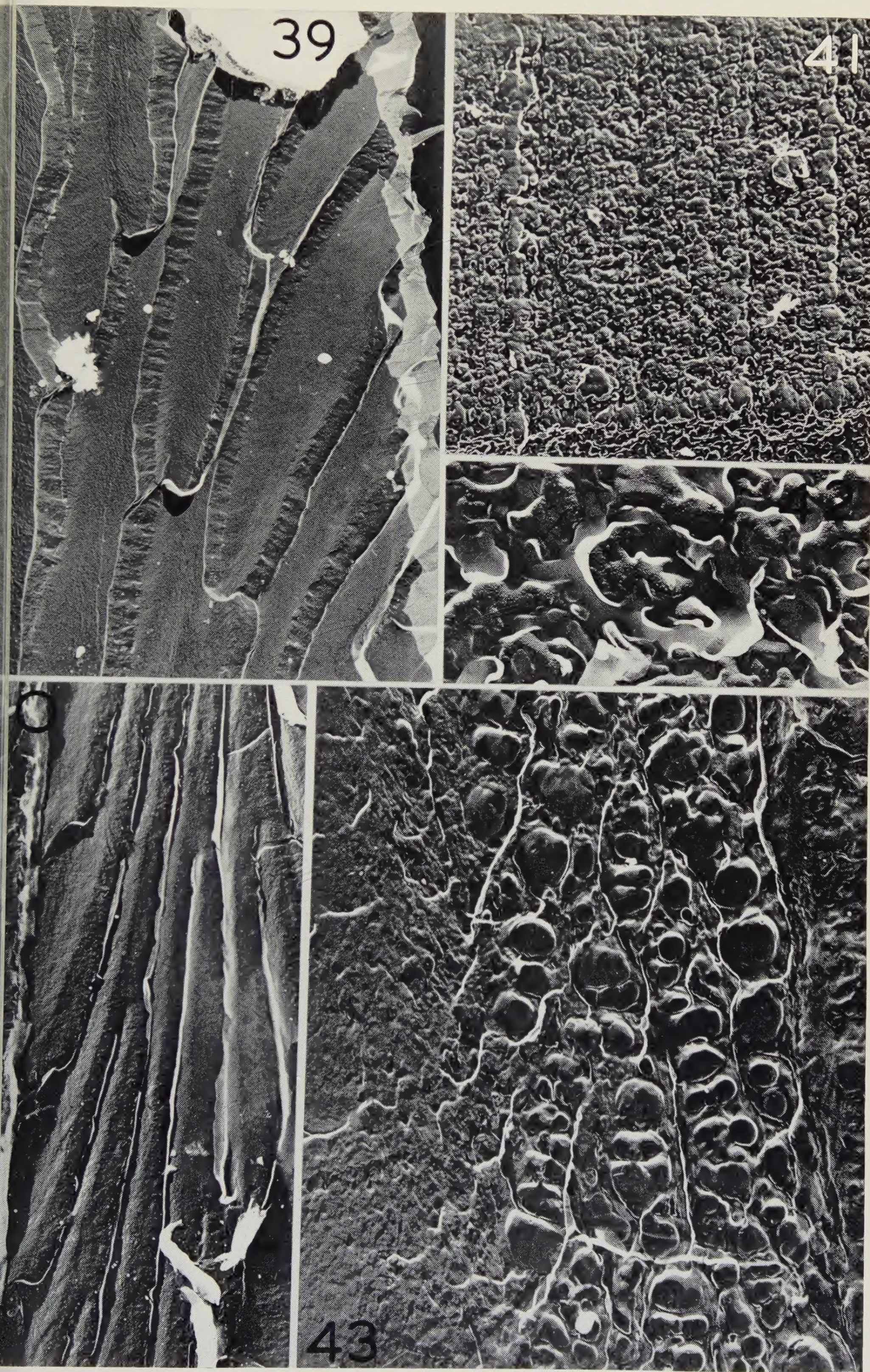

29



CH. GREGOIRE. — Conchioline des prismes.



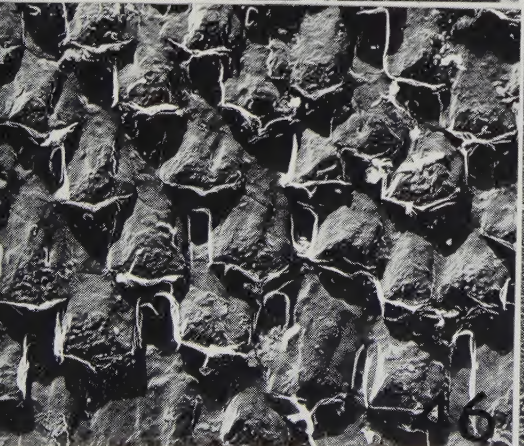
CH. GREGOIRE. — Conchioline des prismes.

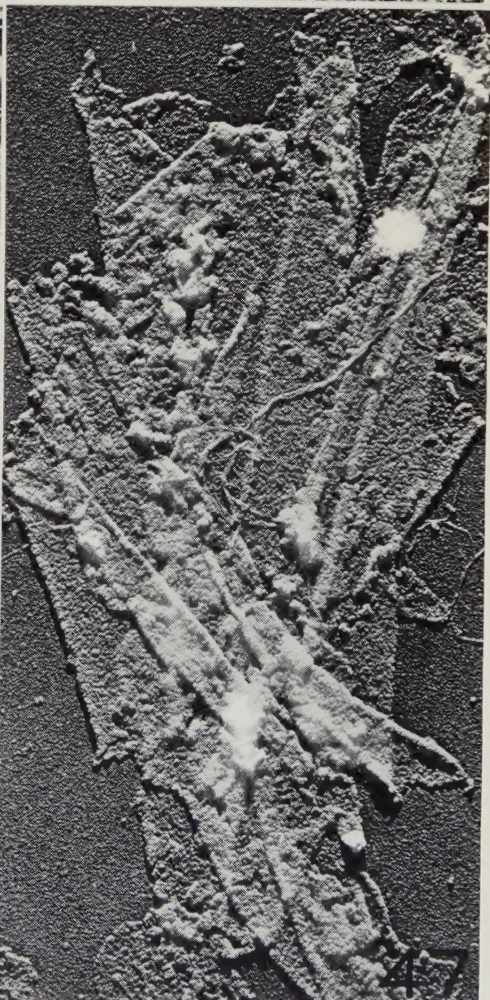


CH. GREGOIRE. — Conchioline des prismes.









CH. GREGOIRE. — Conchioline des prismes.